А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVII

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1962 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

А. Т. Мокроносов

УГЛЕРОДНОЕ ПИТАНИЕ КАК ФАКТОР ОНТОГЕНЕЗА И УРОЖАЙНОСТИ КАРТОФЕЛЯ

С 6 рисунками

(Получено 25 VII 1961)

В итоге вековой практики картофелеводства и продолжительных исследований культурного картофеля накоплены обширные знания по биологии этого растения, на которых основывается агротехника. Однако вряд ли можно сомневаться в том, что в современной практике потенциальные возможности повышения продуктивности картофеля не используются полностью. Поэтому можно расчитывать на открытие новых приемов увеличения урожайности клубней. Об этом свидетельствуют случаи получения рекордных урожаев достигающих 1500 ц/га.

В комплексном изучении биологии картофеля, необходимом для дальнейшего развития картофелеводства, существенная роль принадлежит физиолого-биохимической характеристике этого растения; это позволит вскрыть самые интимные процессы его жизнедеятельности, совокупность и взаимодействие которых определяет величину и качество урожая.

В предшествующие годы нами исследовались общие закономерности онтогенеза и формирования урожая картофеля. Изучались фотопериодическая реакция картофеля, связь клубнеобразования с генеративным развитием, суточная периодичность роста, были определены критические периоды действия засухи и изучена эффективность орошения картофеля на Среднем Урале (Мокроносов, 1955а, 1955б, 1959, 1960; Заблуда, Мокроносов и Кузнецова, 1957). В этих исследованиях мы исходили из того, что образование специализированных органов вегетативного размножения у растений, полностью или частично утративших половой способ репродукции, детерминируется физиологическими механизмами, аналогичными тем, которые определяют переход к цветению у растений, размножающихся семенным путем (Мокроносов, 1955а, 1960; Мокроносов и Лундина, 1959). Поэтому мы считаем, что клубнеобразование у картофеля обусловлено общим ходом онтогенетических (стадийных) изменений, а не появлением в растении «избыточных», не потребляемых на генеративные процессы, ассимилятов, как полагают некоторые авторы (см., например, Лысенко и Долгушин, 1932). В этой связи мы считаем ошибочным положение о возможности ускорения клубнеобразования задержкой развития (Абуталыбов, 1945). В наших опытах любое ускорение развития картофеля ускоряло клубнеобразование, а задержка развития тормозила этот процесс (Мокроносов, 1955а, 1960).

Особенно эффективным фактором общего ускорения онтогенетических процессов и созревания картофеля является короткодневный фотопериод. Анализ развития картофеля в условиях короткого дня привел нас к выводу о короткодневной природе фотопериодической реакции картофеля (Мокроносов, 1960).

Результаты этих исследований дают некоторый материал для частной теории онтогенеза картофеля. Они имеют также прикладное значение для разработки агротехники картофеля. В частности, изучение засухо-

устойчивости картофеля на разных фазах развития, выполненное нами совместно с Г. В. Заблудой, дало возможность сделать рекомендации по режимам орошения картофеля (Заблуда, Мокроносов, Кузнецова, 1957; Мокроносов, 1959).

В последнее время в исследованиях по физиологии картофеля в нашей лаборатории мы все больше ориентируемся на изучение физиологических механизмов онтогенеза. Главное внимание обращается на роль углеродного питания в онтогенезе и формировании урожая клубней. Известно, что, помимо ведущего значения углеродного питания в создании органической массы, этому процессу принадлежит специфическая роль в онтогенетических процессах. Считается признанным, что световые реакции фотопериодической индукции связаны с фотосинтезом (Чайлахян, 1956). Появляются данные о связи темновых реакций фотопериодизма с темновой фиксацией CO_2 в ночной период (Langston a. Leopold, 1955). Поэтому изучение особенностей фотосинтеза и темновой фиксации CO_2 при различных фотопериодах имеет важное значение для познания физиологических механизмов фотопериодической реакции. Исследование углеродного питания на разных этапах открывает, кроме того, большие возможности для изучения взаимосвязи процессов и органов в растительном организме как целом.

Задача нашей работы состоит в изучении, при разном онтогенетическом состоянии растений, фотосинтеза, темновой фиксации CO_2 и постфотосинтетических этапов углеродного питания; эти процессы составляют цикл превращения ассимилятов в растениях, выявленный А. Л. Курсановым (1957). Методика исследований заключается в подкормке растений на свету или в темноте $C^{14}O_2$ и в последующем изучении судьбы меченых метаболитов путем анализа распределения радиоактивности в растении. В зависимости от задач эксперимента для опытов используются целые кусты, листья, сохранившие связь со стеблем, или срезанные листья картофеля. Для каждого случая разработана особая методика введения $C^{14}O_2$ в лист (Мокроносов, 1961). Разработана также методика фракционирования и количественного учета меченых соединений (Мокроносов, 1961; Мокроносов и Логвина, 1962); существенным звеном ее является двухмерное хроматографирование водно-спиртовых экстрактов из растительного материала с последующим изготовлением радиоавтографов хроматограмм. Радиоактивность отдельных соединений определяется после элюирования их с бумаги. Радиоактивность белков, крахмала и клетчатки определяется после гидролиза этих компонентов содержимого листа.

В исследованиях углеродного питания картофеля активное участие принимали студенты-физиологи растений Н. К. Бубенщикова, М. Г. Логвина, Н. Н. Лянгазова, Т. Л. Михайлова, Р. П. Пономарева и др.

Продукты фотосинтеза у картофеля

В листьях картофеля, фиксированных кипящим 80%-м этанолом после коротких 1—2-секундных экспозиций на свету в присутствии $C^{14}O_2$ около 5—10% всей активности обнаруживается в белковой фракции и около 80—90% — в фосфоглицериновой кислоте (ФГК). Если листья фиксировать твердой углекислотой, сохраняющей активность дефосфорилаз, то почти вся активность оказывается в глицериновой кислоте. Это позволяет предполагать, что ФГК обнаруживается в ранних продуктах CO_2 не вследствие жестких условий фиксации листьев кипящим спиртом, а присутствует в нативной фотосинтетической ткани. Исследование динамики радиоактивности в важнейших продуктах фиксации $C^{14}O_2$ на свету при экспозициях от 1 секунды до 5 минут (рис. 1, А), а также наблюдения над метаболизацией небольшой дозы углерода в листе, поглощавшем $C^{14}O_2$ на свету 5 секунд, при последующем выдерживании на свету в обычной атмосфере (рис. 1, Б), указывают на использование ФГК в фотосинтезе картофеля по меньшей мере по трем основным направлениям: 1) восстановление с образованием углеводов, 2) превращение через фосфопировиноградную кислоту в органические кислоты и аминокислоты, 3) дефосфолирование ФГК с последующими превращениями глицериновой кислоты, в частности в серин.

Таким образом, наши данные совпадают с представлениями ряда исследователей о роли и путях превращений ФГК в процессе фотосинтеза (Ничипорович, 1955; Кэлвин и Бэссэм, 1955; Доман, 1959). Исследуя состав продуктов фотосинтеза у картофеля в разные фазы развития и при различных фотопериодах, мы не обнаружили различий в наборе образующихся продуктов. Однако онтогенетическое состояние растений сильно влияет на количественное соотношение продуктов.

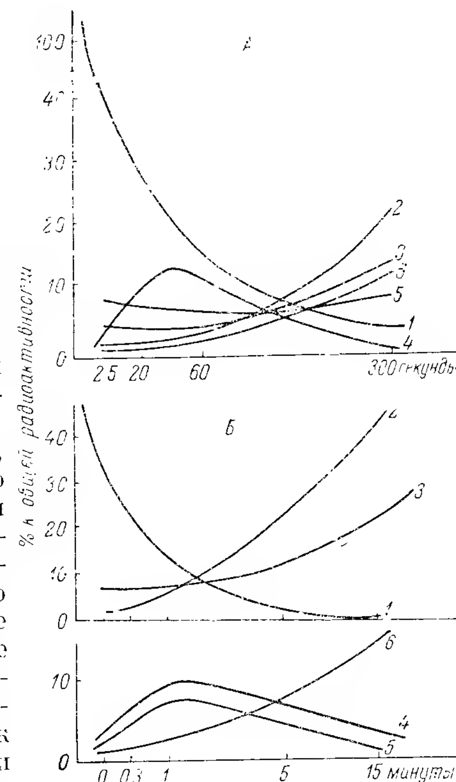


Рис. 1. *А* — количество C^{14}, включенного в продукты фотосинтеза картофеля, как функция продолжительности фотосинтеза (абсцисса).

1 — фосфоглицериновая кислота; *2* — сахароза; *3* — крахмал; *4* — аланин; *5* — белки; *6* — аспарагиновая и яблочная кислоты.

Б — распределение радиоуглерода по продуктам фотосинтеза в листьях, поглощавших $C^{14}O_2$ на свету 5 секунд, при последующем выдерживании их на свету в обычной атмосфере.

1 — фосфоглицериновая кислота; *2* — сахароза; *3* — крахмал; *4* — аланин; *5* — аспарагиновая кислота; *6* — яблочная кислота.

У растений разного возраста, полученных посадкой в несколько сроков, при одновременном изучении 5-секундного, 1- и 5-минутного фотосинтеза наблюдается резко выраженная «кислотная» направленность его у молодых особей и возрастание «углеводной» направленности по мере их старения (рис. 2). Это явление несомненно несет печать физиологической «целесообразности», так как интенсивный синтез аминокислот и органических кислот у молодых растений обеспечивает структурообразовательные процессы растущего организма, а усиление синтеза углеводов по мере старения и перехода к клубнеобразованию удовлетворяет транспортные, энергетические и резервные потребности растения.

В условиях короткого дня, ускоряющего клубнеобразование, интенсивность фотосинтеза в течение всей вегетации больше, чем на длинном дне (Журбицкий и Вартапетян, 1956; Мокроносов, 1962). При коротком дне характерна «углеводная» направленность фотосинтеза, выражающаяся в более интенсивном фотосинтетическом образовании крахмала и сахарозы. На длинном дне C^{14} сильнее включается в органические кислоты и аминокислоты (рис. 3). Таким образом, фотопериодические условия изменяют фотосинтез у картофеля, направляя превращение ФГК по «углеводному» или «кислотному» пути аналогично действию спектрального состава света на фотосинтез (Ничипорович, 1955). Можно думать, что это явление в какой-то мере объясняет как характер морфогенеза картофеля при различных фотопериодах, так и известные изменения качества клубней (белковость, крахмалистость и др.) при культуре карто-

феля в разных географических районах или при различных сроках посадки, когда изменяется длина дня. Понятным становится также повышенное содержание аминокислот в листьях картофеля на длинном дне (Мокроносов, Иванова, Зольникова, 1959). Дальнейшие исследования в этом направлении позволят лучше понять, в какой мере химизм фотосинтеза определяет химический состав урожая.

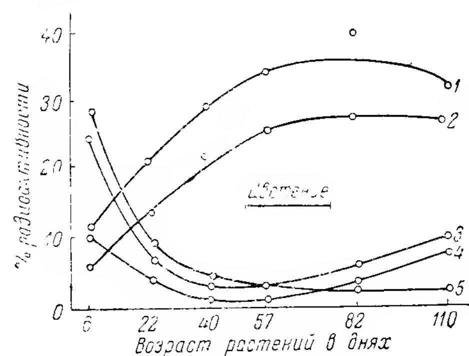


Рис. 2. Включение углерода C^{14} в важнейшие продукты 5-минутного фотосинтеза у растений разного возраста. Сорт 'Берлихинген'.

1 — сахароза; *2* — крахмал; *3* — аспартат; *4* — малат; *5* — аланин.

По-видимому, различия в фотосинтезе при разных фотопериодах имеют значение и для прохождения световых реакций фотопериодизма. Возможно, определенное детерминирующее значение имеет разная при разных фотопериодах скорость фотосинтетического образования аминокислот, используемых в синтезе белков. Кроме того, не исключена возможность фотосинтетического образования физиологически активных веществ, участвующих в онтогенетических процессах. Такая возможность показана недавно методом биотестов (Бутенко, Ничипорович, Протасова, 1960).

Фотосинтез у картофеля сильно изменяется на протяжении дня. Нами показано (Мокроносов, 1962), что в утренние и вечерние часы при пониженной интенсивности фиксации CO_2 увеличивается образование сахарозы и других растворимых продуктов.

В полуденные часы усиливается полимеризация продуктов фотосинтеза преимущественно за счет образования крахмала. Очевидно, этим путем обеспечивается временное выведение растворимых продуктов из сферы фотосинтетических реакций в часы интенсивного фотосинтеза.

Полученные результаты указывают на исключительно высокую вариабильность фотосинтетических процессов, которая выражается в изменении количественного соотношения образующихся продуктов под влиянием факторов среды и онтогенетического состояния растения. Характер этих изменений таков, что потребляющие органы обеспечиваются продуктами фотосинтеза, состав которых лучше всего соответствует метаболическим потребностям этих органов. Эти изменения направленности фотосинтеза обеспечивают также наилучшие условия функционирования фотосинтетического аппарата и накопления урожая. Это позволяет рассматривать фотосинтез как сложнейший саморегулирующийся процесс в автотрофном питании растения как целого.

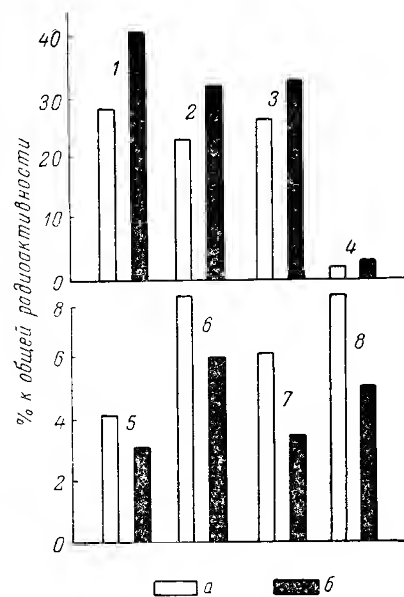


Рис. 3. Включение C^{14} в важнейшие продукты 5-минутного фотосинтеза в условиях длинного (*а*) и короткого (*б*) дня (средние данные из 21 определения).

1 — фракция высокомолекулярных соединений; *2* — крахмал; *3* — сахароза; *4* — хлорофилл; *5* — серин; *6* — аспартат; *7* — малат; *8* — аланин.

Продукты темновой фиксации CO_2

Интерес к изучению темновой фиксации CO_2 определяется ее взаимосвязью с фотосинтезом и вероятным участием темновой фиксации в темновых реакциях фотоиндуктивного процесса.

У картофеля интенсивность темновой фиксации CO_2 в полночь, определяемая по радиоактивности поглощенного $C^{14}O_2$, составляет от 1 до 10% интенсивности фотосинтетической фиксации CO_2 в полдень. У растений, выращенных на длинном дне, темновая фиксация значительно выше, чем у растений на коротком дне.

При анализе продуктов темновой фиксации $C^{14}O_2$ (от 20-секундной до 20-минутной) в полночь, в полной темноте, около 3—5% активности обнаруживается в белках, остальное количество — в яблочной и аспарагиновой кислотах, а также в неидентифицированной безазотистой кислоте, по Rf, сходной со щавелевоуксусной кислотой (рис. 4, 5). Такой состав продуктов темновой фиксации CO_2 дает основание предполагать, что путь углерода идет через карбоксилирование пирувата с последующим аминированием или восстановлением оксалацетата: это совпадает с современными представлениями о химизме темновой фиксации, основанными на изучении данного явления у суккулентов (Saltman и др., 1957). При длительных, 20-минутных, экспозициях листа в темноте очень слабая активность обнаруживается в сахарозе, фосфогексозах, аланине, глутаминовой кислоте и некоторых других продуктах. Это позволяет предполагать наличие в листе факторов, способных восстанавливать углерод в темновых реакциях до углеводов.

Состав («набор») продуктов темновой фиксации одинаков у растений при различных фотопериодах, но в условиях длинного дня накапливается больше неаминированных кислот (малат, кетокислоты), а на коротком дне усилено аминирование и накопление аспартата. В среднем, по данным ряда опытов, в листьях после 20-минутной темновой фиксации аминированные продукты составляли на длинном дне 3—8% от общего количества образовавшихся продуктов, а на коротком дне — 16—25%. На радиоавтографах хроматограмм отчетливо видно преобладание в продуктах темновой фиксации аспартата на коротком дне и неаминированных продуктов на длинном (рис. 5).

Сейчас еще преждевременно судить, имеют ли установленные различия значение для фотоиндуктивного процесса, но особенности темновой фиксации при разных фотопериодах достаточно существенны, так что их нельзя игнорировать. Оценивая значение этих различий для фотопериодизма, полезно обратиться к гипотезе А. А. Ничипоровича (1959), согласно которой различия в синтезе аминокислот днем и ночью при разных фотопериодах влияют на характер обновления и синтеза белков в листе, а посредством этого и на онтогенические изменения.

Известно, что ночь не может быть прервана светом без ущерба для развития короткодневных растений. «Неприкосновенность ночи» в фотопериоде показана нами и для картофеля (Мокроносов и Лундина, 1959) и мы склонны думать, что задержка развития при прерывании ночи светом связана с нарушением нормальной темновой фиксации.

Изучая взаимосвязь фотосинтеза с темновой фиксацией, мы проследили прежде всего за изменениями в составе продуктов фиксации $C^{14}O_2$ при постепенном переходе от фотосинтеза к темновой фиксации и обратно в периоды вечер—ночь—утро. В период вечер—ночь включение C^{14} в продукты 20-минутной фиксации $C^{14}O_2$ прекращалось в такой последовательности: сахароза, крахмал, клетчатка, фосфогексозы, аланин, серин, гликокол, глицериновая кислота. В 1—3 часа ночи при фиксации CO_2 образуются только аспартат, малат, глутамат и кетокислоты. В утренние часы постепенно восстанавливается синтез продуктов, характерных для фотосинтети-

ческой фиксации CO_2. По-видимому, синтез ряда соединений (аспартат, малат, оксалацетат, глутамат), обнаруживаемых при фиксации $C^{14}O_2$ на свету, осуществляется полностью или частично нефотосинтетическим путем

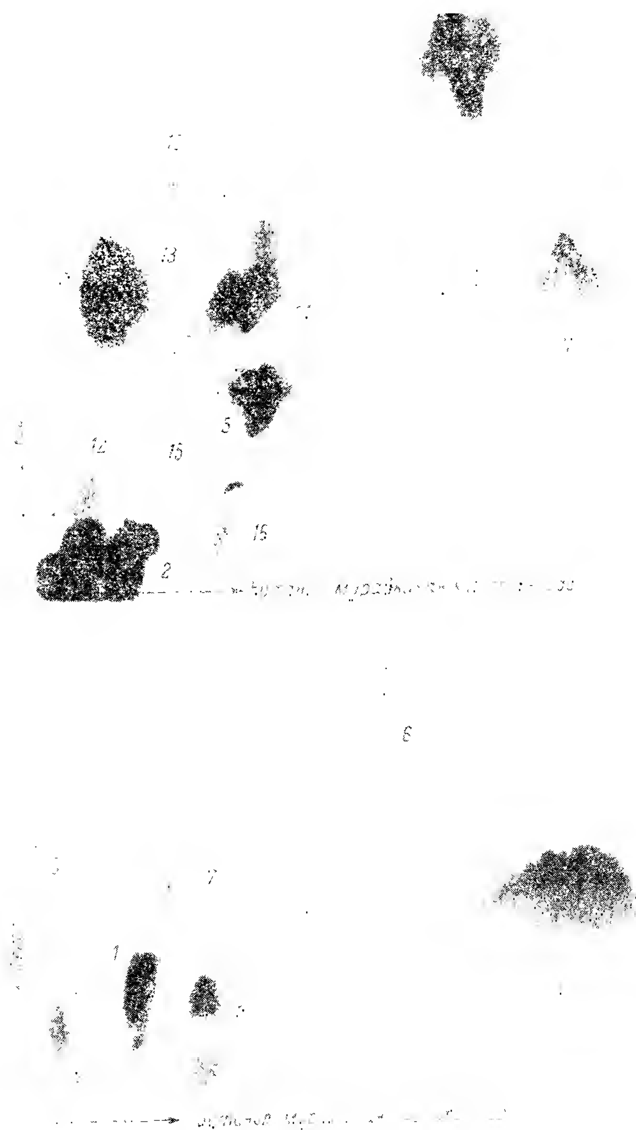


Рис. 4. Радиоавтографы хроматограмм продуктов 5-минутного фотосинтеза в среде, содержащей $C^{14}O_2$ (вверху) и продуктов 20-минутной темновой фиксации $C^{14}O_2$ (внизу) листьями картофеля.

Продукты фотосинтеза: 1 — зона фосфорных эфиров; 2 — ФГК; 3 — сахароза; 4 — серин; 5 — аспартат; 6 — аланин; 7 — малат, 8 — глицерат; 10 — фруктоза; 11 — глутамат; 13 — глюкоза; 14 — гликокол; 9, 12, 15, 16 — не идентифицированы. Продукты темновой фиксации: 1 — аспартат, 2 — неидентифицированная безазотистая кислота; 3 — малат; 4 — неидентифицированное вещество; 5 — сахароза; 6 — аланин; 7 — глутамат. Хроматографическое разделение проведено бутанолом—муравьиной кислотой — водой в одном направлении и ... фенолом — во втором

в реакциях, аналогичных темновой фиксации. Полученные в этих опытах результаты, указывающие на постепенность смены фотосинтеза на темновую фиксацию при естественном световом режиме, важно, на наш взгляд, учитывать при исследовании фотосинтеза в северных широтах, когда

фиксация CO_2 во время белых ночей является по существу переходной формой от фотосинтеза к темновой фиксации. Возникает также интересный вопрос о физиологическом значении продуктов углеродного питания, образующихся в периоды сумерек и рассвета.

Ритмическая смена способов фиксации CO_2 на протяжении суток определяет взаимосвязь фотосинтеза и темновой фиксации. Нами проведена серия опытов, в которых растения на протяжении ночи находились в одном случае в атмосфере, лишенной CO_2, в другом — в среде, содержа-

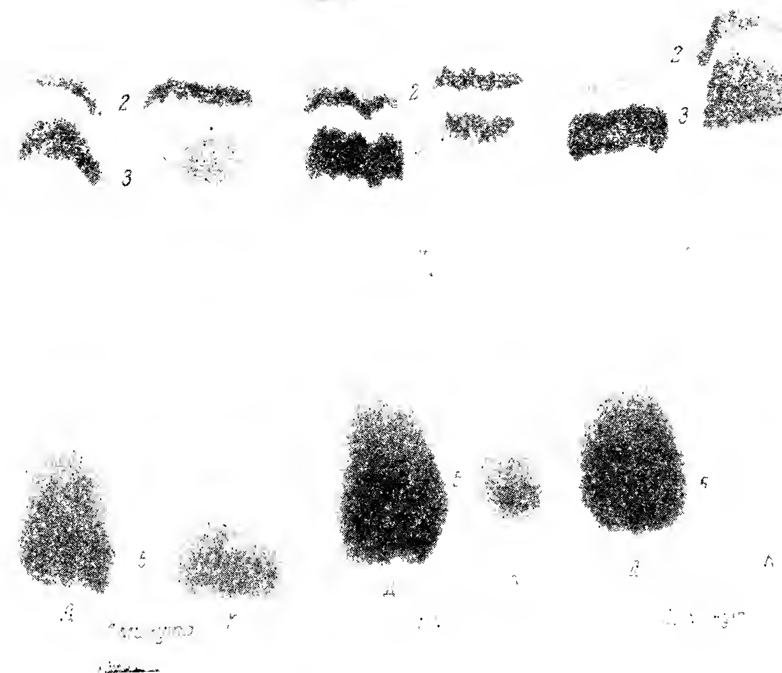


Рис. 5. Продукты темновой фиксации $C^{14}O_2$ в полночь у растений на длинном (Д) и на коротком (К) дне.

1 — не идентифицированное вещество; 2 — аспартат; 3 — неидентифицированная безазотистая кислота; 4 — аланин; 5 — малат.

щей 0,5% CO_2, т. е. нормально осуществляли темновую фиксацию. Утром, после перестановки на свет, изучалась кинетика поглощения $C^{14}O_2$ в процессе фотосинтеза листьями растений обоих вариантов. Оказалось, что фотосинтез всегда выше у листьев, фиксировавших ночью CO_2. Таким образом, продукты темновой фиксации, накопившиеся за ночь в листе, стимулируют фотосинтетическое усвоение $C^{14}O_2$ в последующий светлый период. В этих опытах, при естественном обогащении листьев продуктами темновой фиксации, получен эффект усиления фотосинтеза, наблюдавшийся ранее Н. Н. Крюковой (1959) при инфильтрации в листья органических кислот, типичных для темнового метаболизма. В свою очередь фотосинтез резко стимулирует последующую темновую фиксацию $C^{14}O_2$ у картофеля, усиливая ее в 1,5—2 раза по сравнению с темновой фиксацией после длительного периода темноты.

Таким образом, в условиях смены дня и ночи фотосинтез и темновая фиксация оказываются сопряженными процессами углеродного питания и каждый из них в какой-то мере подготавливает и стимулирует другой.

Метаболическая и энергетическая природа этой сопряженности нами исследуются.

В заключение следует заметить, что темновая фиксация является еще мало исследованной стороной углеродного питания, и очень возможно, что, несмотря на весьма скромное место в общем балансе углеродного питания, это явление имеет гораздо большее физиологическое значение, чем принято думать.

Передвижение и общий характер использования ассимилятов

Передвижение продуктов фотосинтеза из листьев к потребляющим органам изучалось путем радиоавтографического или балансового исследования распределения радиоуглерода в растении после фотосинтетической подкормки листа среднего яруса (Мокроносов и Бубенщикова, 1961). Обнаружено, что наряду со сравнительно медленным (20—80 см/час) передвижением основного «потока» ассимилятов наблюдаются также случаи очень быстрого «диффузного» распределения небольшого количества меченых продуктов по всему стеблю. Показано также радиальное передвижение ассимилятов в стебле. Эти факты, наблюдавшиеся также Нэльсоном (Nelson и др., 1958) у сои, показывают, что передвижение ассимилятов является более сложным физиологическим процессом, чем перетекание или диффузия растворов.

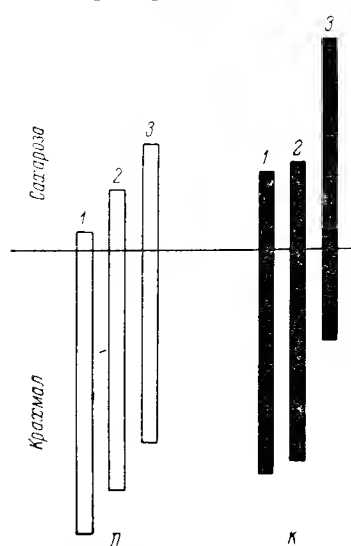


Рис. 6. Соотношение прироста радиоактивности крахмала и сахарозы у растений различного возраста в условиях длинного (*Д*) и короткого (*К*) дня при 5-минутном фотосинтезе. Сумма углеводов принята за 100%.

Растения: *1* — 8-дневные; *2* — 35-дневные; *3* — 58-дневные.

Скорость и характер передвижения ассимилятов у картофеля изменяются с возрастом. У молодых растений скорость выделения продуктов фотосинтеза из листа в проводящие пути больше, чем у старых, но общее количество оттекающих на протяжении суток ассимилятов возрастает по мере старения растений, обеспечивая рост гетеротрофных органов. На коротком дне, ускоряющем клубнеобразование, суточный отток у молодых растений меньше, чем на длинном, но уже в 12—15-дневном возрасте отток на коротком дне резко превышает таковой на длинном дне.

Основной транспортной формой ассимилятов у картофеля является сахароза. У молодых растений в проводящих путях обнаруживается много меченых органических кислот, аминокислот и гексоз, которые передвигаются из листа или образуются за счет превращений сахарозы в проводящих путях.

Наблюдается корреляция между фотосинтетическим образованием сахарозы в листе и оттоком ассимилятов. Во всех случаях, когда усилен отток (на коротком дне, в поздних фазах развития, в вечерние часы), резко усиливается образование сахарозы. В первичном синтезе углеводов при этом происходит сдвиг соотношения сахароза : крахмал в пользу усиленного образования сахарозы (рис. 6). Любое торможение оттока из листа, наоборот, направляет углеводный синтез по пути полимеризации и образования крахмала. Таким образом, фотосинтез и передвижение ассимилятов также выступают как сопряженные процессы.

Интенсивность фотосинтеза у картофеля сильнее всего коррелирует со скоростью оттока и полимеризации продуктов фотосинтеза, так как

и то и другое способствует выведению их из сферы фотосинтеза. В свою очередь скорость оттока определяется не только потребляющими органами, но и образованием транспортных продуктов в процессе фотосинтеза, главным из которых у картофеля является сахароза.

Желая проследить за характером передвижения и использования меченых ассимилятов на постфотосинтетических этапах углеродного питания у картофеля, мы исследовали динамику распределения радиоактивности в растении на разных этапах развития и при разных фотопериодах на протяжении суток после 40-минутного фотосинтеза в атмосфере с $C^{14}O_2$. Результаты этих исследований показали, что у молодых растений, когда происходит усиленное формирование листового аппарата, ассимиляты лишь на 5—15% оттекают в стебли и корни. Основная масса ассимилятов используется на образование хлорофиллоносной ткани. Анализ таких листьев показывает интенсивное возрастание активности в белках и клетчатке.

По мере старения и особенно при переходе к клубнеобразованию отток из листьев все больше увеличивается и у 30—40-дневных растений за сутки из листьев оттекает уже до 50% фотосинтетически связанного углерода. Стебли к этому времени прекращают рост и в отличие от молодых растений не накапливают меченых продуктов.

Раньше нами было показано (Мокроносов, 1960), что у молодых растений картофеля ботва на коротком дне растет в 1.5—2 раза быстрее, чем на длинном, но позднее происходит «перекрещивание» кривых роста, и растения на длинном дне обгоняют растения короткого дня. Такому соотношению ростовых процессов соответствует и характер передвижения и использования ассимилятов: у молодых растений больше продуктов оттекает на длинном дне, у старых же — на коротком. Очевидно, блокирование ассимилятов в листе обеспечивает усиленное новообразование его тканей и общее накопление органического вещества.

Таким образом, исследование судьбы продуктов фотосинтеза в целом растении позволяет ближе понять место и взаимосвязь отдельных звеньев углеводного питания и их значение в формировании урожая картофеля на разных этапах онтогенеза.

Углеродное питание и деятельность корневой системы

Исследование судьбы ассимилятов в растении показало, что в корневую систему поступает от 2 до 5% фотосинтетически связанного углерода. Передвижение и поступление ассимилятов в корневую систему осуществляется в форме сахарозы. Однако очень скоро метка (радиоактивность) в корнях обнаруживается в малате, аспартате, аланине и других кислотах. Уже через 30—40 минут после начала фотосинтеза листьев в атмосфере с $C^{14}O_2$ с пасокой выделяются радиоактивные аминокислоты и малат. Из этого следует, что у картофеля ассимиляты в корнях очень быстро включаются в гликолиз и используются для акцептирования аммиака, по-видимому, тем же путем, как это показано А. Л. Курсановым с сотрудниками (1957, 1960) на других объектах.

Существует суточная ритмика синтеза аминокислот в корнях картофеля (Мокроносов, Иванова, Зольникова, 1959), которая выражается как в общем уменьшении количества поступающих с пасокой аминокислот, так и в обеднении набора синтезируемых аминокислот в ночные часы. Особенно высокой синтетической способностью отличаются молодые растения, по мере старения содержание аминокислот в пасоке резко снижается.

Интересно, что количество и состав аминокислот в пасоке положительно коррелируют со скоростью ростовых процессов у картофеля в разные часы суток, при разных фотопериодах и в разном возрасте. По-видимому, продуктам синтетической деятельности корней у картофеля действительно

принадлежит специфическая роль в ростовых процессах, как это предполагал Д. А. Сабинин (1949).

Таковы сведения о важнейших этапах углеродного питания картофеля, полученные благодаря применению радиоуглерода. Они дополняют имеющиеся данные о частных физиологических процессах и позволяют наметить линии взаимосвязи функций в растении. Исследование координации функций в растении приближает нас к глубокому познанию природы индивидуального развития и формирования урожая. Дальнейшие задачи состоят в поисках способов регулирования функциональных связей в растении и управлении таким путем формированием урожая. В этой связи частная физиология картофеля, как и других важнейших культур, должна и дальше разрабатываться на уровне новейших достижений общей физиологии растений, ведущими принципами которой все больше становятся изучение взаимосвязи функций и целостности растительного организма.

ЛИТЕРАТУРА

Абуталыбов М. (1945). Физиология клубнеобразования в низменных районах Азербайджана. Изв. АН Азерб. ССР, 7. — Бутенко Р. Г., А. А. Ничипорович, Н. Н. Протасова. (1960). О биологическом значении разнокачественности продуктов фотосинтеза растений. ДАН СССР, 135, 1. — Доман Н. Г. (1959). Основные черты ассимиляции углерода при фотосинтезе. Пробл. фотосинтеза: 294. — Журбицкий З. И., С. М. Вартанетян. (1956). Влияние летнего полярного дня на ассимиляцию и клубнеобразование картофеля. Физиолог. раст., 3, 1. — Заблуда Г. В., А. Т. Мокроносов, Л. М. Кузнецова. (1957). Влияние засухи и орошения в ранние фазы развития картофеля на клубнеобразование и урожай клубней. В Сб.: Биолог. основы орошаем. землед.: 270. — Крюкова Н. Н. (1959). Влияние кето- и оксикислот на фотосинтез. В сб.: Пробл. фотосинтеза: 314. — Курсанов А. Л. (1957). Корневая система как орган обмена веществ. Изв. АН СССР, сер. биолог., 6. — Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. XX Тимиряз. чтения. — Кэлвин М. и Н. Бэссэм. (1955). Фотосинтетический цикл. Матер. междунаp. конфер. по мирн. использ. атомн. энергии в Женеве, 12: 402. — Лысенко Т. Д. и Д. А. Долгушин. (1932). Ускорение развития картофеля в полевых условиях социалистического хозяйства. В сб.: Стадийн. развитие растений. — Мокроносов А. Т. (1955а). К физиологии клубнеобразования у картофеля. Диссерт. Свердловск. гос. унив. — Мокроносов А. Т. (1955б). Измерение суточной периодичности роста клубней картофеля. Физиолог. раст., 2, 2. — Мокроносов А. Т. (1959). Влияние засухи в разные фазы развития на образование и урожай клубней картофеля. Уч. зап. Уральск. гос. унив., 31. — Мокроносов А. Т. (1960). Фотопериодическая реакция культурного картофеля. Бот. журн., 11. — Мокроносов А. Т. (1962). Особенности фотосинтеза у картофеля в утренние, дневные и вечерние часы при разных фотопериодах. Уч. зап. Свердловск. отд. Всесоюзн. бот. общ., 2. — Мокроносов А. Т., Н. Бубенщикова. (1961). Передвижение продуктов фотосинтеза у картофеля. Физиолог. раст., 8, 5. — Мокроносов А. Т., Л. В. Иванова, В. П. Зольникова. (1959). Синтез аминокислот в корнях картофеля в разные часы суток и при разных фотопериодах. Физиолог. раст., 6, 2. — Мокроносов А. Т., М. Г. Логвина. (1962). Влияние онтогенетического состояния растений на состав продуктов фотосинтеза у картофеля. Физиолог. раст., 9, 2. — Мокроносов А. Т. и Т. Н. Лундина. (1959). К вопросу о роли темного и светлого периодов суток в фотопериодической реакции картофеля. ДАН СССР, 127, 4. — Ничипорович А. А. (1955). Результаты изучения продуктов фотосинтеза в зависимости от условий его осуществления. Матер. междунар. конф. по мирн. использ. атомн. энергии в Женеве, 12. — Ничипорович А. А. (1959). К вопросу о продуктах фотосинтеза. Пробл. фотосинтеза: 269. — Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. — Чайлахян М. Х. (1956). Фотопериодизм и основные физиологические процессы растений. Журн. общ. биолог., 17, 2. — Langston R. a. A. Leopold. (1955). The dark fixation CO_2 as a factor in photoperiodism. Plant physiol., 29, 5: 360. — Nelson C., H. Perkins, O. Gorham. (1958). Note on a repid translocation of photosynthetically assimilated C^{14} out of the primary leafs of the young soybean plant. Canad. Journ. Biochem. a. Physiol., 36, 12: 1277. — Saltman P., V. Lynch, G. Kunitake, C. Stitt, H. Spolter. (1957). The dark fixathion of CO_2 by succulent leaves. Plant physiol., 32, 3: 197.

Уральский государственный
университет им. А. М. Горького.

CARBON NUTRITION, ITS ROLE IN THE ONTOGENESIS AND ITS SIGNIFICANCE FOR THE YIELD IN THE POTATO (*SOLANUM TUBEROSUM* L.).

By A. T. Mokronosov

SUMMARY

The object of this investigations were the different phases of the carbon nutrition of the potato, viz. the photosynthesis, the CO_2 fixation in the dark, the transportation of assimilated substances, and their utilization in the root system.

C^{14} was used as the isotopic tracer. It was shown that C^{14} was utilized in the photosynthesis along three pathways: (1) via PGA and subsequent reduction to carbohydrates; (2) via pyruvate to organic acids and amino acids; (3) via glycerate to serin and glycocoll. Pathway (1) is more pronounced under short day and during the generative stages; pathway (2) is intensified in young plants and under long photoperiod.

The products of the CO_2 fixation in the dark are oxy- and keto-acids, aspartate, glutamate. The synthesis of small quantities of carbohydrates in the dark is possible, probably at the expense of the products of phosphorylation.

The ontogenetic features of transportation and metabolization of assimilates, as well as the interrelations of the processes of carbon nutrition in the potato are discussed.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 9

П. Л. Горчаковский

К ГЕОГРАФИИ, ЭКОЛОГИИ И ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛА ВЕРЕСКА

С 5 рисунками

(Получено 23 II 1962)

Единственный представитель монотипного рода *Calluna* Salisb. — вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* [L.] Hull) относится к числу наиболее обычных и широко распространенных растений в Европе. Этому виду и образуемым им растительным сообществам посвящено немало ботанических работ, в том числе и монография Бейеринка (Beijerinck, 1940). К сожалению, как в упомянутой монографии, так и в других зарубежных источниках, недостаточно охарактеризована восточная граница ареала вереска, проходящая по территории СССР, и не освещены особенности поведения этого растения на восточном пределе его распространения. Наши же отечественные ботаники не пытались проследить в деталях восточную границу вереска и выяснить причины, ее определяющие. Хотя в ряде источников вскользь упоминается о произрастании вереска в Сибири, за пределами его основного ареала, этот интересный факт не привлекал внимания фитогеографов и не получил должной оценки. Однако изучение вереска — одного из немногих типично европейских растений проникающих в Сибирь — именно на восточном пределе его распространения может осветить некоторые моменты генезиса современной флоры нашей страны.

Важнейшие черты экологии вереска в оптимальных для него климатических условиях

Вереск растет лишь в местах, где нет резких колебаний влажности воздуха и почвы. Наибольшего расцвета образуемые им растительные сообщества, по Бейеринку (1940), достигают в условиях влажного, мягкого, прохладного океанического и субокеанического климата (Британские острова, Нидерланды, северная часть ФРГ и ГДР, Дания, юго-западная Норвегия и южная Швеция). Это типичный олиготроф, произрастающий на бедных почвах, содержащих небольшое количество растворимых минеральных солей. Для населяемых им почв характерна кислая или близкая к нейтральной реакция (pH=3.5—6.7). На щелочных почвах он не встречается. Избегает известнякового грунта, хотя в области своего климатического оптимума иногда встречается на почвах, подстилаемых известняком, но лишь при наличии поверхностного кислого слоя перегноя, в котором он укореняется.

В районах с оптимальным для него климатом вереск обладает довольно широкой эколого-фитоценотической амплитудой, входит в состав различных, иногда широко распространенных растительных сообществ, а в некоторых из них доминирует (Beijerinck, 1940; Böcher, 1943). Сообщества с господством вереска — низинные и горные верещатники или вересковые пустоши (Heide немецких авторов, heath, moor англичан) — занимают в северо-западной Европе большие площади и местами имеют ландшафтное значение, придавая всей местности, особенно в период массового цветения этого вида, характерный колорит. Кроме того, вереск встречается на закрепленных растительностью песчаных дюнах, более устойчивых каменистых осыпях, на торфяных сфагновых болотах, а также в не-

густых сосновых, березовых и иногда дубовых лесах. В наиболее северных и высокогорных районах вереск произрастает лишь там, где зимой имеется достаточно глубокий снежный покров, под прикрытием которого перезимовывает. Он требует достаточного освещения, поэтому под пологом сильно сомкнутых тенистых лесов и в других затененных местах не произрастает.

В северо-западных районах Европейской части СССР вереск в благоприятных для него почвенно-грунтовых условиях в изобилии разрастается на вырубках и гарях, образовавшихся на месте сведенных сосновых лесов. По мере восстановления древостоя участие вереска в живом напочвенном покрове уменьшается, но он сохраняется в качестве характерного и довольно обильного растения в некоторых типах леса (например, в сосняке лишайниковом с вереском). Беглые низовые пожары и выборочные рубки усиливают позицию этого растения в лишайниковых борах.

Основной ареал вереска в Европе и тяготеющие к нему островные и изолированные местонахождения

Основной ареал вереска (рис. 1) охватывает бо́льшую часть Европы за исключением ряда ее восточных и юго-восточных районов. Западная граница ареала проходит по западному побережью Пиренейского полуострова. Северная граница ареала от северной окраины Пиренейского полуострова идет по северо-западному побережью Франции, побережью Бельгии, Нидерландов, ФРГ и ГДР, Дании и по северной окраине Скандинавии. Как видно, на западе и северо-западе Европейского материка не существует климатических преград, ограничивающих распространение вереска, но есть физическая преграда — море. В процессе своего расселения это растение повсюду достигло морского побережья, поэтому западная и большая часть северной границы ареала вереска совпадает с очертаниями береговой линии континента. Однако в самой северной части Норвегии граница распространения вереска, судя по карте Хультена (Hultén, 1958), местами начинает отступать от береговой линии. На о. Магерейя близ побережья северной Норвегии (71°5' с. ш.) зарегистрировано самое северное из всех известных местонахождений вереска. Далее граница постепенно начинает смещаться к югу. Она пересекает побережье залива Варангер-Фьорд (Beijerinck, 1940), п-ов Рыбачий, затем проходит по северному побережью Кольского полуострова (Чернов, 1959) и направляется к п-ову Канин. В северной Норвегии, на Кольском полуострове и на п-ове Канин вереск заходит в тундровую зону. В Хибинах места обитания вереска (Мишкин, 1953) еще довольно разнообразны: он встречается в сосновых лесах, на моховых болотах, образует значительную примесь в долинных ерниковых тундрах в пределах лесного пояса и заходит в нижнюю полосу горных тундр.

Южная граница ареала вереска проходит вдоль морского побережья южной и восточной части Испании (на востоке несколько отходя от береговой линии), затем по южному побережью Франции, северной Италии, Балканскому полуострову и, огибая с юга Восточные Карпаты (Hultén, 1958), вступает в пределы СССР. На Украине (Барбарич, 1957) граница ареала пересекает Залещики на Днестре, проходит немного севернее Винницы (близ с. Калиновки), севернее Черкасс (у ст. Золотоноши), близ с. Великой Рублевки северо-восточнее Полтавы, севернее Харькова (около ст. Золочев). В горной части УССР, в Карпатах, вереск поднимается до верхней границы леса, заходя на полонины: в равнинных районах характерными местами его обитания являются сосновые, реже дубово-сосновые леса, а иногда он встречается и по краям торфяных болот. Далее граница пересекает с. Дмитриевку в южной части Курской области, идет близ Воронежа, Усмани и проходит к Балашову (Маевский, 1954). Здесь вереск произрастает только в сосновых лесах.

К югу от основной области распространения вереска известен небольшой изолированный участок его ареала на Средиземноморском побережье Африки в Марокко, близ Танжера и Тетуана, под 35°40′ с. ш. (это — самые южные пункты встречаемости рассматриваемого вида). Отдельные местонахождения отмечены на о-вах Корсика и Сардиния в Средиземном море.[1] Кроме того, вереск встречается в ряде пунктов южного и юго-западного побережья Черного моря (от Бургаса на западе до устья р. Оф на востоке).

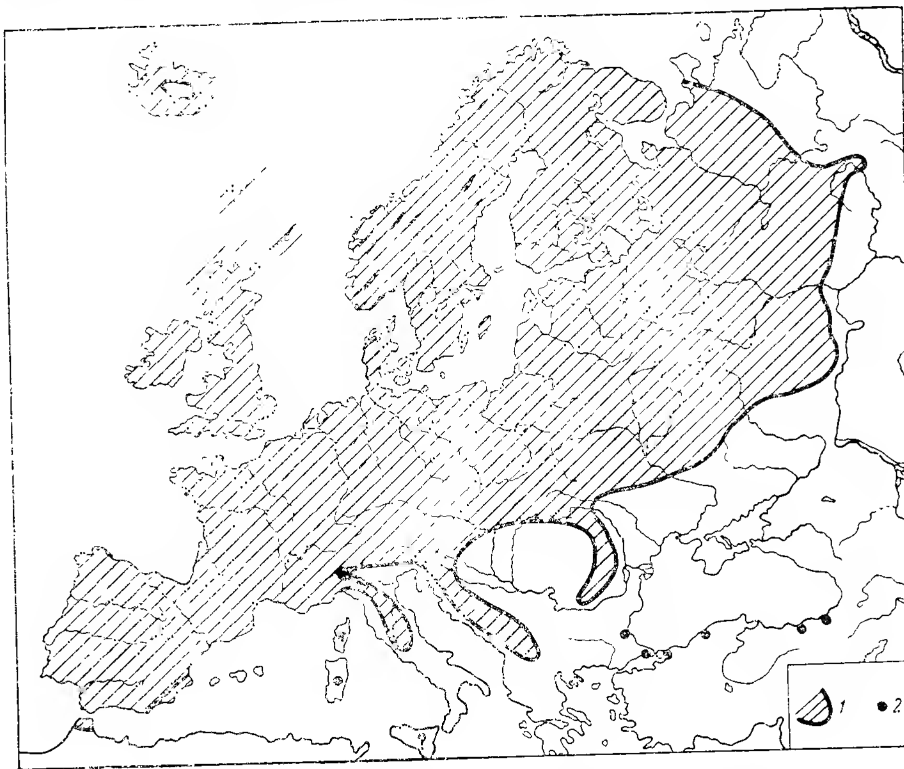


Рис. 1. Основной ареал *Calluna vulgaris*. По Хультену (Hultén, 1958) с исправлениями П. Л. Горчаковского для территории СССР.
1 — сплошное распространение; *2* — изолированные местонахождения.

В юго-западной части черноморского побережья, на стыке Европы и Малой Азии, вереск произрастает на обращенных к морю склонах гор в зарослях кустарников, близких к маквису (Endriss, 1921; Mattfeld, 1929; Stojanoff, 1930). На причерноморских склонах Понтийских гор в Турецком Лазистане (например, близ Офа) вереск встречается в сосновых лесах (Шишкин, 1930). Как видно, на юге распространение вереска ограничивает сухость климата. Изолированные места его встречаемости, находящиеся южнее основного ареала и более или менее удаленные от него, располагаются на островах и участках морских побережий, где режим увлажнения более благоприятен для произрастания этого растения (устойчивая повышенная влажность воздуха, более обильное увлажнение почвы).

Рассмотрим теперь восточную границу ареала (по данным Коржинского, 1898; Федченко, 1936; Спрыгина, 1941 и материалам гербария Ботанического института Академии наук СССР). От п-ова Канин (рис. 2) она резко смещается к юго-востоку, все более и более отходя от побережья

[1] Хультен (1958) указывает, что *Calluna vulgaris* приводилась для Сицилии (Pojero), но нахождение его на этом острове не упоминается другими итальянскими авторами.

Северного Ледовитого океана, идет к Тиманскому кряжу, вдоль него к р. Елве, притоку Вымп, и затем к междуречью Бадья-Визяха в бассейне р. Черной, притока Весляны. Далее граница направляется к р. Тимшер, притоку Южной Кельтмы, и выходит на левобережье Вишеры между деревнями Губдор и Татарская. Здесь расположен самый восточный выступ ареала вереска. От этого пункта граница идет уже в юго-западном направлении. Она пересекает р. Лолог, приток Косы, неподалеку от с. Юксеево, потом идет к южной окраине Вятского Увала (дер. Морки, р. Петьялка к северо-западу от Казани), Раифской лесной даче, далее к Зеленодольску на Волге, Алатырю на р. Суре и оттуда к восточной окраине Приволжской

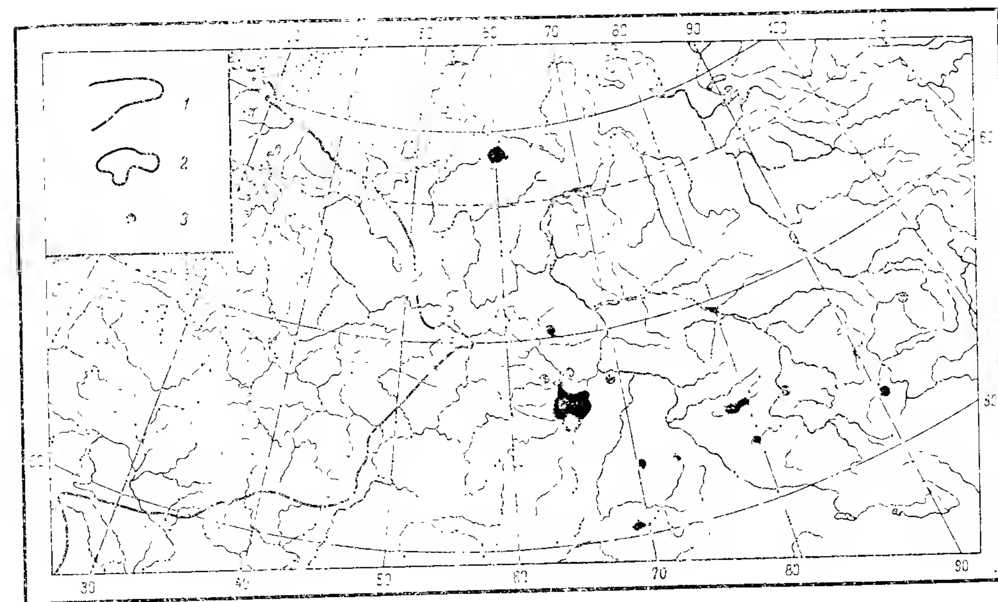


Рис. 2. Восточное крыло ареала *Calluna vulgaris* в СССР. Составил П. Л. Горчаковский.
1 — восточная граница сплошного распространения; *2* — островное распространение за пределами сплошного ареала; *3* — изолированные местонахождения.

возвышенности (верховья р. Алай к северо-западу от Вольска) и, наконец, к Балашову. Везде на восточном пределе своего распространения вереск произрастает только в сосновых лесах. Встречается он здесь редко, и отдельные его местонахождения нередко значительно удалены друг от друга.

В северо-восточной части европейской территории СССР главными факторами, ограничивающими распространение вереска, являются континентальность климата и заболоченность, возрастающие в восточном направлении, а также появление в ряде районов вечной мерзлоты. Поэтому здесь граница ареала этого вида при движении на восток резко смещается к югу. Распространен вереск на северо-восточном пределе ареала крайне прерывисто. Отдельные пункты его нахождения связаны с сосновыми лесами, растущими на относительно повышенных местах (Тиманский кряж, более мелкие продольные увалы, носящие местные названия «парм» и «чугр») или на древних песчаных наносах близ речных долин. На таких участках, располагающихся обычно среди обширных заболоченных пространств, условия дренажа более благоприятны, почва лучше прогревается, а вечная мерзлота отсутствует или уровень ее понижен. На юго-востоке и юге европейской части СССР распространение вереска ограничивают уже другие факторы — сухость воздуха и почвы. Самые южные местонахождения его связаны с сосновыми борами (чаще лишайнико-

вым), располагающимися на песчаных террасах рек на южной окраине подзоны широколиственных лесов и в лесостепи. Вереск здесь обитает только под защитой древесного полога при условии достаточного увлажнения почвы. В степную зону он не заходит.

При движении от области климатического оптимума на восток в связи с возрастанием континентальности климата наблюдается постепенное сужение экологической амплитуды вереска; в восточных районах европейской части СССР он уже не выступает в роли доминанта растительных сообществ, не встречается на открытых местах (сфагновые болота, вырубки, гари [1]), а сохраняется лишь в сосновых лесах под прикрытием их древесного яруса, где выше влажность воздуха и не столь резки температурные колебания. Все более неблагоприятными для него становятся суровые условия севера и засушливый климат юга. Ареал вереска, столь широкий в центральной части (от 35°40' до 71°5' с. ш.), постепенно сужается и в виде острого клина подходит к предгорьям Урала на южной окраине лесной зоны.

Кроме Европейского материка, вереск распространен на Британских островах, где встречается почти повсюду, за исключением немногих мест, интенсивно освоенных человеком, а также участков со щелочными почвами. Произрастает вереск также на Шетландских и Фарерских островах. В Исландии он встречается повсеместно, за исключением северо-западной и центральной части острова (Ostenfeld a. Gröntved, 1934; Hulten, 1958). Кроме того, в значительном удалении от основного ареала, вереск произрастает на Азорских островах, особенно на Пику и Терсейра (Guppy, 1917).

Что касается высотных пределов вереска, то в Европе он распространен почти от уровня моря до субальпийского и альпийского поясов в горах. В Альпах вереск поднимается в горы до 2680 м над ур. м. (Hegi, 1923), подходя довольно близко к линии вечных снегов, но нигде ее не достигая. Однако, как указывает Фаварже (Favarger, 1956), в Альпах вереск особенно характерен для контактной полосы между субальпийским и альпийским поясами, где он, ассоциируясь с *Nardus stricta*, образует монотонные сообщества, простирающиеся иногда на протяжении нескольких километров. В центральной Скандинавии вереск достигает высоты 1200 м, в южной Испании — 350 м (Beijerinck, 1940). На Кольском полуострове он заходит в нижнюю полосу пояса горных тундр (Мишкин, 1953), т. е. до высоты 600 м над ур. м. На Британских островах вереск доходит до уровня 1095 м, а как доминант растительных сообществ — до 853 м (Gimingham, 1960). На о. Пику в группе Азорских островов он поднимается до высочайшей вершины вулкана — 2222 м (Guppy, 1917).

Вереск в Северной Америке

Для Сев. Америки впервые [2] *Calluna vulgaris* была указана Гукером (Hooker, 1840). Ссылаясь на сведения, полученные от Де-ля-Пиле, он отметил, что этот вид произрастает на о. Ньюфаундленд. Однако это сообщение в свое время не привлекло внимания ботаников. Зато целую сенсацию произвел экспонировавшийся в 1861 г. на выставке, организованной Массачусетским обществом садоводства, экземпляр *C. vulgaris*, снабженный такой этикеткой: «Дикий вереск, естественно произрастает в 20 милях от Бостона» (Gray, 1861; Clarkson, 1958). Никто не сомневался, что это именно *C. vulgaris*, но утверждение о ее естественном произрастании было принято с недоверием. Через несколько дней члены специально назначенной комиссии встретились с участником выставки садоводом Дж. Даусоном, который провел их на заброшенное поле близ Тьюкбери (штат Массачусетс), где вереск рос на площади, несколько превышающей 0.2 га, на довольно болотистой почве вместе с *Chamaedaphne calyculata*, *Azalea viscosa* и другими растениями. Путем расспросов было установлено, что вереск произрастал на этом участке еще до распашки, 50 лет тому назад. Аза Грей (Gray, 1862), посетивший это местонахождение осенью того же года, также пришел к заключению, что вереск здесь, как и на о. Ньюфаундленд, является, по-видимому, аборигенным растением. Вскоре в распоряжение ботаников стали поступать гербарные образцы *C. vulgaris* с о-вов Ньюфаундленд и Кейп Бретон и с п-ва Новая Шотландия, а затем и из ряда пунктов Новой Англии. Лаусон (Lawson, 1864 : 35), сообщивший о встречаемости *C. vulgaris* в заливе Святой Анны на о. Кейп Бретон, писал: «Я не нашел ни одного факта, хотя бы в малейшей степени указывающего на то, что *Calluna* была разведена в заливе Святой Анны искусственно. Напротив, я убежден, что это настоящий туземный вид». По мере того, как устанавливались новые местонахождения вереска, в печати стали появляться противоречивые суждения о природе этого растения в Сев. Америке. В некоторых пунктах вереск был найден неподалеку от человеческого жилья в таких условиях, когда нельзя было исключить возможности преднамеренного посева его семян или случайного заноса их из Европы. Многие ботаники пытались доказать, что это растение было первоначально интродуцировано в Сев. Америку, а затем здесь натурализовалось. Приверженцев гипотезы аборигенной природы этого вида становилось меньше. Мнения некоторых ботаников по этому поводу менялись в разные годы в зависимости от поступающих в их распоряжение фактов.

Можно смело сказать, что ни одно из растений, распространенных по обе стороны Атлантического океана, но отсутствующих в тихоокеанской части Земного шара (а таких «амфиатлантических» видов в атласе Хультена [1958] насчитывается 278), не привлекало к себе столь большого внимания в Сев. Америке и не вызывало таких оживленных и длительных дискуссий. Это в значительной степени объясняется, вероятно, тем, что вереск был хорошо знаком многим жителям Канады и США еще по Европе, где он широко распространен, и находка его в Америке в виде немногих экземпляров или небольших клочков зарослей воспринималась как явление необычное и ненормальное. Высказывались самые различные догадки о возможных средствах заноса семян вереска в Америку. Одни считали «виновниками» заноса скандинавских мореплавателей — норманнов, вероятно, достигавших берегов Америки в VIII—XI вв., другие — шотландских солдат, имевших обыкновение подметать вересковыми метлами свои лагеря; иные полагали, что семена вереска могли быть завезены из Европы вместе с семенами древесных пород, с подстилкой для скота или в почтовых посылках. Все эти догадки имели одну цель: дать простое объяснение казавшемуся крайне необычным факту встречаемости европейского растения в Америке. Конечно, никаких прямых доказательств не приводилось и, видимо, не могло быть приведено. Местонахождение вереска в приатлантической части Сев. Америки при этом рассматривалось и объяснялось вне связи с тем, что имеются другие, очень отдаленные от основного ареала местонахождения этого растения на о-вах Атлантического океана, между Европой и Сев. Америкой, — в Исландии и на Азорских островах. Между тем в свете аналогичных фактов амфиатлантического распространения расте-

[1] Видимо, самым восточным районом, где вереск еще обильно встречается на гарях и вырубках, является бассейн левых притоков Волги — Ветлуги и Б. Кокшаги в Марийской АССР (см. Васильков, 1933).

[2] Более 130 лет тому назад в «Эдинбургской энциклопедии» (Giesecke, 1830) вереск был упомянут в числе растений, произрастающих в Гренландии. По-видимому, это указание основано на ошибке, так как никто из ботаников впоследствии названного растения там не собирал и в новейшей сводке по гренландской флоре (Böcher, Holmen a. Jakobsen, 1957) оно не приводится. Тем не менее в некоторых источниках (см., например, Барбарич, 1957; Чернов, 1959) вереск до последнего времени ошибочно указывается для Гренландии.

ний встречаемость вереска в Сев. Америке не выглядит уже столь необычной.

Всего в настоящее время по Кларксону (Clarkson, 1958) достоверно известно 25 пунктов нахождения вереска на о-вах Ньюфаундленд и Кейп Бретон, на п-ове Новая Шотландия в Канаде и в штатах Мэн, Нью-Гемпшир, Массачусетс, Род-Айленд, Коннектикут, Нью-Джерси, Нью-Йорк и Западная Виргиния в США[1] (см. рис. 3).

Несмотря на то, что во многих «флорах» и определителях растений вереск традиционно приводится для Сев. Америки как интродуцированное, впоследствии натурализовавшееся растение, до сих пор в печати появляются высказывания исследователей, наблюдавших этот вид в полевых условиях (Drew, 1936; Le Gallo, 1945), в пользу его аборигенной природы. Так, Дру сообщает, что, по его наблюдениям, вереск на о. Ньюфаундленд занимает естественные, не нарушенные хозяйственным воздействием местообитания, где вместе с ним или неподалеку произрастают другие растения европейского типа, как например: *Ranunculus hederaceus*, *Potamogeton polygonifolius*, *Glyceria fluitans*, *Sieglingia decumbens*, *Nardus stricta* и *Pedicularis silvatica*.

Рис. 3. Пункты встречаемости *Calluna vulgaris* в Сев. Америке. По Р. Кларксону (Clarkson, 1958).

При оценке изложенных выше данных следует, как нам кажется, иметь в виду, что многие из первых находок вереска в приатлантической части Сев. Америки относятся к местам, тогда еще мало затронутым хозяйственной деятельностью человека. У ботаников, обнаруживших и обследовавших в шестидесятых и семидесятых годах прошлого столетия эти места обитания вереска, не возникало сомнений в том, что они имели дело с туземным растением. Однако позднее, по мере возрастания воздействия человека на первобытную природу, выявились местонахождения вереска в местах, где естественный растительный покров был более нарушен. В настоящее время не наблюдается тенденции к расселению вереска из мест, где он был первоначально найден. Напротив, в ряде пунктов его распространение сократилось, а кое-где он был истреблен в связи с хозяйственным освоением территории. Нельзя также забывать, что вереск встречается в промежуточных пунктах между Европой и Америкой — в Исландии и на Азорских островах, находящихся на линии крупных, смыкающихся друг с другом подводных хребтов — Рейкьянеса и Североатлантического. Былое соединение Азорских островов перемычкой суши с Исландией, а через нее и с материками северного полушария, более удовлетворительно объясняет присутствие на этих островах вереска, чем другие гипотезы, тем более, что едва ли кто-нибудь станет серьезно доказывать возможность заноса *C. vulgaris* в эти португальские владения норманнами или шотландскими стрелками. Как видно, нет оснований отбрасывать гипотезу о том, что вереск в приатлантической части Сев. Америки является не заносным, а аборигенным растением реликтового характера, хотя и не имеется достаточно данных для ее безоговорочного принятия.

[1] Проводимый Бейеринком (Beijerinck, 1940) пункт нахождения вереска близ Маркетта на южном побережье оз. Верхнего (штат Мичиган) в обзоре Кларксона (Clarkson, 1958) не указывается: по-видимому, эти сведения не подтверждены последующими исследованиями.

Распространение и условия произрастания вереска в Сибири

Как уже упоминалось, граница основного ареала *Calluna vulgaris* на востоке Русской равнины немного не достигает предгорий Урала. Собственно на Урале (понимая этот термин в физико-географическом смысле как наименование горной системы) он отсутствует. Но после перерыва, приходящегося на территорию Урала, вереск вновь появляется в Сибири. Некоторые сибирские дизъюнктивные местонахождения вереска упоминаются в ряде ботанических работ (Словцов, 1891; Сиязов, 1892; Крашенинниковы, 1908; Буш, 1919; Кудряшов, 1924; Крылов, 1937, и др.). Однако это разрозненные и в сущности случайные данные, они не раскрывают полной картины распространения и особенностей экологии вереска в Сибири. Автор этой статьи наблюдал в Западной Сибири вереск в течение ряда лет во время полевых работ, а в 1961 г. пересек районы его наибольшего распространения сетью специально подобранных маршрутов. В процессе этих исследований было обнаружено много новых, ранее неизвестных местонахождений вереска, и установлено, что в некоторых боровых массивах он широко распространен. Нами использованы все доступные гербарные материалы и литературные источники, а также получена ценная информация от отдельных лиц.

Подавляющее большинство сибирских местонахождений вереска сконцентрировано в бассейне Иртыша (рис. 4). Но вдоль самого Иртыша это растение не встречается, а распространено по его левым притокам — Конде, Тоболу с впадающими в него реками и Вагаю. На Конде вереск произрастает в сосновых борах от пос. Шаим до устья р. Мулымьи и по самой Мулымье в 15—20 км от устья (сообщение Е. И. Смолоногова). В бассейне Тобола и его притоков Тавды, Туры с Пышмой и Исети удалось выявить и нанести на карту много островных и точечных местонахождений этого вида. На Тавде вереск встречается близ дер. Тагильцы. По Туре, кроме давно известного местонахождения близ дер. Бабихиной (Попов, 1804), он обнаружен около с. Туринская Слобода. Ниже по Туре и на междуречье Туры и ее правого притока Пышмы вереск встречается уже очень часто. Крупные островные участки ареала имеются на междуречье Тура—Пышма близ Бахметского болота, затем к югу и юго-востоку от Тюмени, а также на правом берегу Туры у ее устья. Собственно по Пышме вереск единично встречается близ с. Елани, пос. Ертарского и д. Первомайской, в то время как на левом берегу близ Тугулыма и на правом берегу на участке от д. Луговой до устья имеются крупные островные местонахождения этого вида. В бассейне Исети на левобережье отмечен изолированный пункт встречаемости вереска по рч. Ичкиной близ дер. Воденниково, а кроме того, островной участок ареала близ устья Исети. На правобережье Исети, точнее на междуречье между нею и Тоболом, имеются крупные островные местонахождения вереска в верховьях рч. Нияп, близ с. Боровлянки и у с. Исетского. На левобережье Тобола вереск особенно широко распространен к западу, северо-западу и северу от Кургана. Отдельные точки его встречаемости отмечены севернее Юргамыша в районе оз. Убиенного и Окуневского. Островные местонахождения располагаются между оз. Чаша и ст. Кособродск, к северо-западу от

с. Введенского, к северу от пос. Старого Просвета, близ с. Б. Чаусово и западнее с. Упорово. На побережье Тобола вереск произрастает изолированно юго-восточнее с. Белозерского, островные же местонахождения выявлены по рч. Емуртле, а также близ пос. Заводоуспенское и

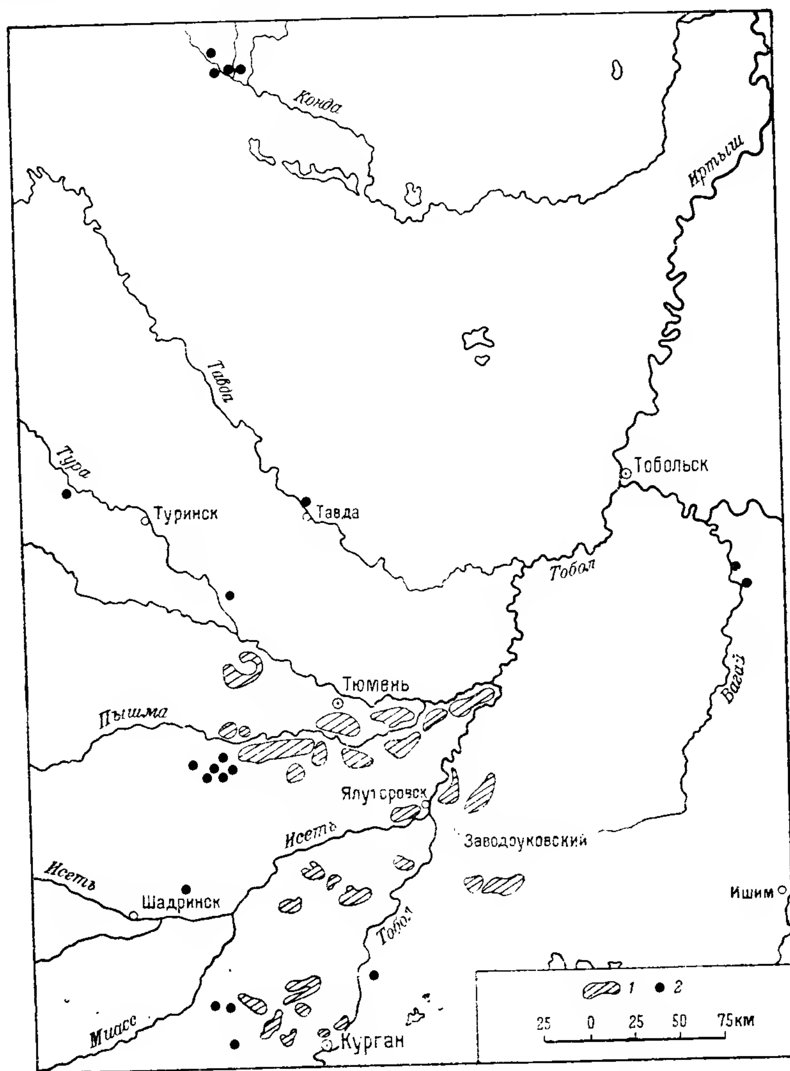


Рис. 4. Распространение *Calluna vulgaris* в Сибири. Составил П. Л. Горчаковский.

1 — сплошное распространение; 2 — изолированные местонахождения (за пределами карты — местонахождения в Кокчетавских горах, близ пос. Бердск на Оби, в Хакассии и около Канска).

г. Ялуторовска. На р. Вагай вереск найден в сосновых лесах у Истятских юрт и у пос. Бегитино (сборы Б. Н. Городкова).

Кроме того, известны изолированные местонахождения вереска из более удаленных районов. В Ботаническом институте АН СССР (БИН) хранится гербарный образец вереска, собранный в сосновых лесах Кокчетавских гор близ пос. Борового в восьмидесятых годах прошлого века фармацевтом-любителем ботаники, исследователем омской флоры К. Л. Гольде; впоследствии никому здесь не удавалось найти это растение. Найден также вереск в сосновом лесу близ пос. Бердск на Оби (коллектор — любитель ботаники А. М. Абжолтовский, 1901 г.; экземпляр хранится в гербарии БИН'а). В коллекции, собранной лесоустроительной экспедицией в борах Джебашской лесной дачи (Хакасская автономная область), Л. П. Сергиевская обнаружила и определила экземпляр *C. vulgaris*; эти сведения вошли во «Флору Западной Сибири», а затем и «Флору СССР». В последнее время вереск найден еще в одном пункте Красноярского края — в окрестностях с. Бражного Канского района (по любезному сообщению Л. П. Сергиевской, образец вереска из этих мест был собран учителем Барсуком; экземпляр хранится в гербарии Томского университета).

Наши наблюдения показали, что экологический ареал вереска в Западной Сибири до предела сужен, и это растение занимает здесь строго определенные стации. Вереск произрастает в более крупных сосновых массивах на юге лесной зоны и в лесостепи. Эти боры располагаются

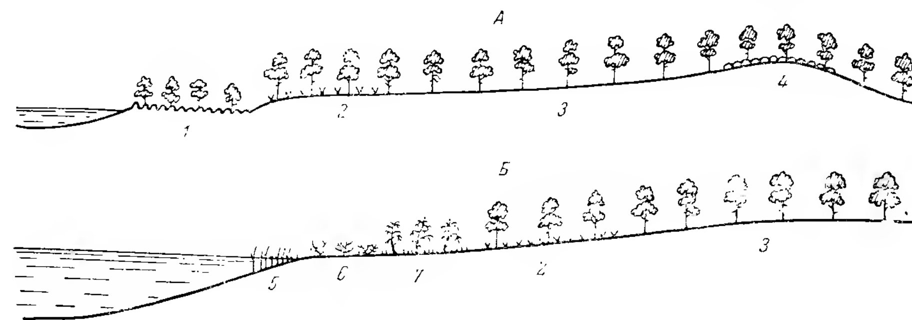


Рис. 5. Экологические профили, показывающие наиболее характерные места обитания *Calluna vulgaris* в Сибири.

А — в районе Бахметского болота на древних песчаных наносах вдоль р. Пышмы; Б — на берегу оз. Тулубаево близ Тюмени. 1 — сфагновое болото с низкорослой сосной; 2 — сосняк-брусничник с вереском; 3 — сосняк-брусничник с напочвенным покровом, восстанавливающимся после низового пожара; 4 — сосняк лишайниковый с покровом, восстанавливающимся после пожара; 5 — заросли камыша; 6 — заросли кустарниковых ив; 7 — березовая согра.

на древних песчаных речных наносах. Наиболее характерные места его обитания — сосновые леса по берегам озер, а также крупных болот с открытой водной поверхностью, представляющих собой разные стадии зарастания озер. Встречается он иногда и в сосняках на песчаных «островах» (гривах) среди болот мезотрофного типа. Почвы здесь песчаные и супесчаные; нередко на глубине от 40 до 100 см имеется прослойка ортзанда или суглинка. Так, например, на древней песчаной террасе р. Пышмы в районе огромного Бахметского болота вереск произрастает в сосняке-брусничнике (рис. 5) на контакте с торфяным болотом, поросшим низкорослой сосной (сосновый «рям»). В травяно-кустарничковом покрове сосняка-брусничника преобладают *Vaccinium vitis-idaea*, *Trifolium lupinaster*, *Solidago virga-aurea*, *Lycopodium clavatum* и *Rubus saxatilis*. Моховой покров образует *Pleurozium schreberi*. В этой ассоциации *Calluna vulgaris* встречается с обилием sp.-cop.$_1$ в полосе шириной 20—25 м от кромки ряма. Выше располагается восстанавливающийся после низового пожара сосняк-брусничник, где вереск отсутствует за исключением немногих поврежденных огнем экземпляров, а на вершине всхолмления — фрагмент лишайникового сосняка также со следами пожара. В сосновом ряме наряду с сосной обыкновенной произрастает *Betula pubescens*. В ярусе кустарников преобладают *Ledum palustre* и *Chamaedaphne calyculata*, а в травяно-кустарничковом покрове — *Carex globularis* и *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой покров образуют *Polytrichum commune* и *Aulacomnium palustre* с примесью сфагновых мхов.

На берегу оз. Тулубаево, в 19 км к югу от Тюмени, вереск довольно обилен в узкой, шириной 10—15 м, полосе сосняка-брусничника, примыкающей непосредственно к высокой террасе этого озера. В этом сосняке сохранился напочвенный покров из зеленых мхов и нет следов

пожара. Выше располагается тот же тип леса, но напочвенный покров нарушен многократно повторяющимися низовыми пожарами. Вереска здесь нет. Ниже, на озерной террасе, распространены березовая согра и заросли кустарниковых ив, а в мелководной прибрежной полосе озера — заросли камыша (*Scirpus lacustris*).

Вследствие низинного положения таких местообитаний, а также присутствия в почве труднопроницаемого для влаги горизонта, грунтовые воды или верховодка находятся на небольшой глубине. Крупные озера и болота оказывают увлажняющее и смягчающее влияние на климат непосредственно прилегающей к ним местности. Здесь в течение всего вегетационного периода поддерживается повышенная влажность воздуха, часты туманы, роса. Почва в сосняках по кромкам озер и болот отличается устойчивым повышенным увлажнением. Пожары такие местообитания почти не затрагивают. Все это создает наиболее благоприятные условия для произрастания и сохранения вереска в лесах по окраинам озер и болот, где он встречается наиболее обильно.

В Сибири с ее континентальным климатом вереск не способен заселять обширные открытые пространства среди леса (вырубки, гари), так как не выдерживает присущих им резких колебаний температуры и влажности воздуха и почвы. Поэтому он растет здесь лишь под прикрытием древесного яруса, оказывающего умеряющее влияние на режим тепла и влаги приземного слоя воздуха. Беглые низовые лесные пожары, повреждающие живой напочвенный покров и подрост, но не затрагивающие древостоя, не всегда вызывают полную гибель вереска. От сохранившейся в толще лесной подстилки нижней части стебля у него могут возникать вегетативные побеги. Имеются данные, что семена вереска, находящиеся в почве, могут сохранять способность к прорастанию и после пожара (Kujala, 1926). Кроме того, на участки, где прошел низовой пожар, заносятся семена вереска из тех мест его обитания, где он не пострадал от огня. Поэтому после низовых пожаров в сосновых лесах бассейна Тобола вереск нередко становится обильным, а иногда и приобретает роль доминанта в травяно-кустарничковом ярусе растительных сообществ. Это послужило поводом для выделения П. И. Чудниковым (1930) в Припышминском сосновом массиве «верескового бора» (по аналогии с типом леса, распространенным в западных районах европейской части СССР). Однако площадь таких «вересковых боров» в Западной Сибири ничтожна, а доминирование вереска в них является непосредственным результатом низовых пожаров. Эти кратковременнопроизводные ассоциации впоследствии быстро возвращаются к исходным типам бруснично-зеленомошных или лишайниковых сосняков.

Вблизи крупных населенных пунктов под влиянием интенсивного выпаса скота и часто повторяющихся беглых низовых пожаров вереск в сосновых лесах вымирает. Так, в некоторых пунктах в непосредственной близости от Тюмени, где ботаники находили его в конце прошлого века, он исчез совершенно.

Причины возникновения евро-сибирской дизъюнкции ареала вереска

В систематическом отношении род *Calluna* наиболее близок к роду *Erica*, представленному в южной Африке (Капская флористическая область) более чем 450 видами и всего лишь несколькими видами в Европе. Не приходится сомневаться в третичной древности монотипного рода *Calluna*. К сожалению, прямые палеонтологические доказательства этого почти отсутствуют: известно лишь, что пыльца типа *Calluna* найдена в плиоценовых отложениях Богемии (Rudolph, 1936). По-видимому, родиной *Calluna vulgaris* были приатлантические или присредиземноморские районы Европы, откуда этот вид в плиоцене проник в северную Африку, Малую Азию, а также в Западную Сибирь (через Урал, тогда

непепленизированный). Вероятно, в плиоцене условия обитания вереска в Сибири были более разнообразными, и он встречался не только в сосновых лесах, но и в других лесных и нелесных типах растительности. На восточном крыле своего ареала вереск пережил ледниковые эпохи плейстоцена где-то на юге Западной Сибири или в примыкающей к ней части Северного Казахстана, но вымер на Урале в связи с альпийским орогенезом в этой области и связанным с ним возрастанием суровости климата.

Как было показано, вереск в Сибири теперь наиболее распространен в левобережной части Тобола в низовьях его притоков — Туры (с впадающей в нее Пышмой) и Исети. Всюду здесь он встречается в сосновых лесах, произрастающих на песчаных почвах. Материнской породой для этих почв являются песчаные наносы, широко развитые вдоль этих рек и на междуречьях. Песчаные наносы особенно мощны и широки в низовьях Туры и Исети. Местами они полностью перекрывают междуречья, достигая ширины 50—60 км. Толща песчаных наносов подстилается глинистыми отложениями. Эти рыхлые песчано-глинистые образования, для которых характерна горизонтальная и волнистая слоистость, отлагались на дне крупных мелководных озер и рек (Введенский, 1933). Озера служили сточным бассейном многоводных рек, берущих начало на восточном склоне Урала, или же были проточными; в них накапливалось огромное количество песчаных продуктов разрушения горных пород. Сами реки в разных частях русла также отлагали песчаные наносы. Вероятное время отложения этих осадков — нижний миоцен или олигоцен. В плейстоцене речные русла углубились на несколько десятков метров, и базис эрозии понизился. Песчаные наносы подверглись размыву и переотложению, поверхность их расчленилась. Водная эрозия была, по-видимому, особенно интенсивной в плювиальные эпохи плейстоцена. В сухие же периоды, особенно в южных районах, происходило перевевание песков ветром (свидетельство этого — косая слоистость песков близ Ялуторовска и Заводоуковского). Так сформировались обширные, возвышающиеся над современными речными долинами, пространства песчаных наносов, имеющих всхолмленную поверхность и испещренных многочисленными озерами.

На многих участках песчаные наносы представляли собой на первых порах свободный, незаселенный растительностью субстрат, пригодный для поселения растений-олиготрофов. Вероятно, климат южной части Западной Сибири в конце плейстоцена, когда в основном сформировался современный рельеф песчаных наносов, оставался некоторое время влажным и прохладным. Вереск несомненно был в числе первых растений, поселившихся на приречных песках. Вероятно, именно в это время он широко распространился в Западной Сибири вместе с примыкающей к ней частью Северного Казахстана (Кокчетавские горы) и продвинулся на восток, достигнув бассейна Енисея. Дальнейшее заселение песчаных террас сосновыми лесами вызвало в голоцене оттеснение вереска из ряда типов местообитания, особенно в травяных борах, где при задернованности поверхности почвы он не выдерживает конкуренции с травянистыми растениями. В северных районах возможности дальнейшего расселения вереска уменьшались, а ареал его сокращался под влиянием прогрессирующего заболачивания лесных площадей (это впоследствии повлекло за собой прерывистость распространения вереска на севере Западной Сибири). Озера на песчаных террасах внутри сосновых массивов постепенно заторфовывались. В сухие периоды голоцена распространение вереска в Сибири на песчаных почвах сокращалось, а местами он совершенно исчез. Наиболее подходящими стациями для сохранения вереска в засушливые периоды были участки сосновых лесов по окраинам крупных озер и болот; не исключена вероятность, что вереск тогда заселял кое-где и подсыхающие торфяники. Окраины озер и болот были

не только местами сохранения этого растения в засушливые периоды, но и центрами, откуда оно впоследствии расселялось, когда климат становился более влажным.

В период активного воздействия человека на природу главным фактором, определяющим сокращение распространения вереска в Сибири, стали лесные пожары. Однако пожары обычно не затрагивают или мало затрагивают периферическую часть сосновых лесов, непосредственно примыкающую к озерам или крупным, не полностью заторфованным болотам. Здесь вереск сохраняется и впоследствии отсюда вновь расселяется в примыкающие участки сосновых лесов, где почвенно-грунтовые условия для него благоприятны.

Участки соснового леса на более увлажненных местах по окраинам болот и озер, следовательно, являлись своеобразными резерватами, где вереск сохранялся в сухие периоды и во время лесных пожаров и откуда он затем вновь распространялся. В пределах лесостепи Притоболья вереск отсутствует в небольших островных сосновых борах. Вероятно, в некоторых из них он раньше произрастал, но впоследствии исчез под влиянием повторяющихся лесных пожаров.

ЛИТЕРАТУРА

Барбарич А. И. (1957). *Calluna*. Флора УССР, 8. — Буш Е. А. (1919). *Ericaceae*. Флора Сибири и Дальн. Востока, 3. — Буш Е. А. (1952). Вереск — *Cal-luna*. Флора СССР, 18. — Васильков Б. П. (1933). Вересковые пустоши в Марийской автономной области. Уч. зап. Казанск. унив., сер. ботаника, 6, 1. — Введенский Л. В. (1933). Геологический очерк западной части Западно-Сибирской низменности. Тр. Всесоюзн. геолог.-развед. объед., 330. — (Коржинский С. И.) Korshinsky S. (1898). Tentamen Florae Rossiae orientalis. Зап. Акад. наук. 7, 1. — Крашенинниковы И. М. и В. М. (1908). О новинках для флоры Оренбургской губернии. Русск. бот. журн., 5—6. — Крылов П. Н. (1937). Флора Зап. Сибири, 9. — Кудряшов Б. В. (1924). Результат обследования торфяных болот близ села Ожогина Тюменского уезда в 1921 г. Зап. Тюменск. научн. общ. изуч. местн. края, 1. — Маевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР. — Мишкин Б. А. (1953). Флора Хибинских гор, ее анализ и история. — Попов Н. С. (1804). Хозяйственное описание Пермской губернии, 2. — Сиязов М. (1892). К ботанической характеристике Ялуторовска и его ближайших окрестностей. Зап. Зап.-Сиб. отд. Русск. геогр. общ., 13, 1. — Словцов И. Я. (1891). Материалы к фитогеографии Тобольской губернии. Зап. Зап.-Сиб. отд. Русск. геогр. общ., 12. — Спрыгин И. И. (1941). Реликтовые растения Поволжья. Матер. по истории флоры и растит. СССР, I. — Федченко Б. А. (1936). *Ericaceae*. Флора юго-востока европейск. части СССР, 6. — Чернов Е. Г. (1959). Вереск — *Cal-luna*. Флора Мурманск. обл., 4. — Чудников П. И. (1930). Талицкое учебно-опытное лесничество (историч. и естеств.-историч. очерк). Тр. по лесн. опытн. делу Талицк. лесн. техникума. — Шишкин Б. К. (1930). Ботанико-географический очерк Приморского склона Понтийского хребта. Закавказск. краеведч. сб. Сер. А, I. — Beijerinck W. (1940). *Calluna*: a monograph on the Schotch heather. — Böcher T. W. (1943). Studies on the plant geography of the North-Atlantic heath formation, 2. Danish dwarf shrub communities in relation to those of Northern Europe. Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Skrift., 2, 7. — Böcher T. W., K. Holmen, K. Jakobsen. (1957). Groenlands Flora. — Clarkson R. B. (1958). Schotch heather in North America. *Castanea*. Journ. South. Appalach. Bot. Club., 23, 4. — Drew W. B. (1936). The North American representatives of *Ranunculus*, *Batrachium*. Rhodora, 38. — Endriss Z. (1921). Das Pflazenleben der Bithynischen Halbinsel. Beihefte zum Bot. Centralbl., 27, 2. — Favarger Cl. (1956). Flora et végétation des Alpes. 1. — Gallo Le (1945). Naturaliste Canadien, 72. — Giesecke C. C. L. (1830). The Edinburg Encyclopedia, 10, part 2. — Gimingham C. H. (1960). Biological flora of the Britisch Isles. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Journ. Ecology, 48, 2. — Gray Asa. (1861). *Calluna vulgaris* and *Aira caryophyllea* in the United States. Amer. Journ. Sci. (ser. 2), 32. — Gray Asa. (1862). Editor's note. Amer. Journ. Sci. (ser. 2), 33. — Guppy H. B. (1917). Plants, seeds and currents in the West Indies and Azores. — Hegi G. (1923). Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, Teil. 3 — Hooker W. (1840). Flora Boreali-Americana, 2. — Hulten E. (1958). The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. — Kujala V. (1926). Untersuchungen über den Einfluss von Waldbranden auf die Waldvegetation in Nord-Finland. Commun. ex instit. quast. forest. Finuland., 10. — Mattfeld J. (1929). Pflanzengeographische Gliederung Ost-Thraciens. Verhandl. des Bot. Vereins der Provinz Brandenburg, 71. — Ostenfeld C. H. J. Gröntved. (1934).

The flora of Iceland and the Faroes. — Rudolph K. (1936). Mikroflor. Untersuchung tert. Ablagerungen im nördl. Böhmen. Beih. zum Bot. Centralblatt, 54. Abt. B. — Stojanoff N. (1930). Die Verbreitung der mediterranen Vegetation in Südbulgarien. Bot. Jahrbüch. für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 60.

Институт биологии
Уральского филиала
Академии наук СССР.
г. Свердловск.

—

A CONTRIBUTION TO THE GEOGRAPHY, THE ECOLOGY AND THE HISTORY OF FORMATION OF THE DISTRIBUTION AREA OF THE SCOTCH HEATHER (*CALLUNA VULGARIS* [L.] HULL.)

By P. L. Gorchakovsky

SUMMARY

The general distribution of *Calluna vulgaris* has been analysed and the eastern limit of the main distribution area of this species in the European part of the U. S. S. R. has been traced more precisely: the «island» and isolated areas in Siberia, have been characterized. To the east of its main distribution area the Scotch heather is particularly abundant in the western part of the basin of the Tobol river and in the lower course of its tributaries, Tura and Iset. It grows here on sandy soil in pine forests around large lakes and bogs, where the air humidity and soil moisture are higher. The gap between the European and Siberian distribution areas of the heather has originated in the Pleistocene in connection with the Alpine cycle of orogenesis in the Urals. The widest dispersal of the heather over the ancient sandy river alluvia in Western Siberia took place in the end of the Pleistocene. Later its distribution area was reduced owing to the paludification, the increasing dryness of climate and forest fires. The stretches of pine forests in the relatively moist sites around lakes and bogs became the peculiar reservations where the heather survived the dry periods and the forest fires and from which it subsequently dispersed.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 9

И. П. Игнатьева

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГОНЕЗА *GAILLARDIA GRANDIFLORA* HORT.

С 10 рисунками

(Получено 27 II 1961)

Культивируемая в садах *Gaillardia grandiflora* hort., известная также под названием *G. hybrida* hort. (по Bailey, 1927) является садовой формой многолетней *G. aristata* Pursh. Однако М. М. Гесдёрфер (1913) и Н. И. Кичунов (1936) считают, что она возникла в результате межвидовой гибридизации.

В литературе отсутствуют данные о развитии этого растения. Имеющиеся же сведения ограничиваются краткой характеристикой сортов и описанием особенностей ее размножения, выращивания и использования (Харузин, 1928; Reiter, 1928; Дрейман и Киселев, 1937; Арцыбашев, 1941; Киселев, 1949; Тулинцев, 1953; Сушков, 1954; Николаенко и др., 1955; Foerster, 1956; Тавлинова и Гладкий, 1958; Matzner, 1958; Верещагина, 1960). Все авторы, упомянутые в приводимом списке литературы, считают *G. grandiflora* многолетним растением. Однако по поводу ее зимостойкости мнения расходятся. Так, А. Н. Харузин (1928), Н. И. Кичунов (1936), Н. С. Краснова (1959) и Б. Н. Сулимов (1960) пишут о недостаточной зимостойкости растений этого вида и необходимости укрытия их на зиму. С. И. Матвеев и Г. Е. Киселев (1949) указывают более точно, что растения не всегда перезимовывают третью зиму. К. И. Андрейченко (1953), наоборот, утверждает, что *G. grandiflora* вполне зимостойка даже в Сибири. Того же мнения придерживаются М. С. Благовидова (1960), А. С. Мерло и С. Д. Георгиевский (1956), которые приводят сведения о поведении растений в условиях Московской области и Белоруссии.

Изучение особенностей онтогенеза *G. grandiflora* проводилось нами в Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева на растениях, выращенных из семян.

Первый год жизни. При посеве семян в условиях защищенного грунта (середина апреля) массовые всходы появляются на 13—15-й день. Однако период прорастания семян значительно варьирует и всходы продолжают появляться еще в течение 10—15 последующих дней. В связи с этим в середине мая, когда одни проростки только появляются на поверхности почвы, другие уже находятся в фазе семядолей. При прорастании семени зародышевый стебелек прошизывает семенную оболочку и она остается на нижней части гипокотиля в почве.

В фазе семядолей (рис. 1, *а*) длина проростков 5.5—6 см. Гипокотиль прямой, короткий. Семядоли сидячие, овальные (длина 0.6 см, ширина 0.4 см), толстые (0.06 см), сизо-зеленые, голые. В середине июня одновременно можно видеть сеянцы в фазе одного, двух, трех и четырех листьев.

В фазе первого листа (рис. 1, *б*) начинается ветвление главного корня, длина которого 8—9 см. Семядоли достигают наибольшей величины (длина 1 см, ширина 0.5 см); развивается короткий черешок. В фазе двух листьев (рис. 1, *в*) появляются корни третьего порядка. В отличие от семядолей первые листья длинночерешковые, ланцетовидные, тонкие, опушенные. Гипокотиль постепенно втягивается в почву. В фазе четырех

листьев (рис. 1, *г*) главный корень утолщается в базальной части; имеются хорошо развитые корни второго и третьего порядков. Семенная оболочка под давлением утолщающегося гипокотиля (диаметр 0.3 см) разрывается и отпадает. Гипокотиль погружен в почву целиком, втягивание продолжается. На гипокотиле появляются поперечные морщинки. Семядоли отмирают. Листья, сохраняя прежнюю форму, увеличиваются в размере: усиливается опушение. Черешки листьев приобретают красноватую окраску, а их основание расширяется и утолщается.

К середине августа растения развивают 10—12 листьев, собранных в прикорневую розетку (рис. 2, *а*). Из них 5—6 нижних к этому времени отмирают. В их пазухах развиваются небольшие почки (высота 0.3 см). Густое опушение придает окраске листьев серый оттенок. Опушены все части листа, но особенно сильно черешки и жилки.

Форма листьев главной розетки изменяется (в акропетальном направлении) от цельной широколанцетовидной (рис. 2, *б*) до перистораздельной и реже перисторассеченной (рис. 2, *в* и *г*). Надрезы на листовой пластинке появляются у 10—11-го листа, а затем у каждого следующего — их число и глубина увеличивается.

Гипокотиль имеет диаметр 0.7—0.9 см. Так же, как черешки листьев, он приобретает красно-фиолетовую окраску.

Корневая система представлена главным корнем и 4—5 корнями второго порядка, которые сосредоточены на его короткой утолщенной базальной части. Ниже главный корень имеет диаметр 0.4 см и не выделяется по величине среди боковых корней (диаметр 0.3—0.4 см). Имеется значительное число корней третьего и четвертого порядков. На корнях второго порядка, а иногда и на отдельных более крупных — третьего порядка, — появляются небольшие бугорки (высота 0.1 см), из которых развиваются придаточные почки.

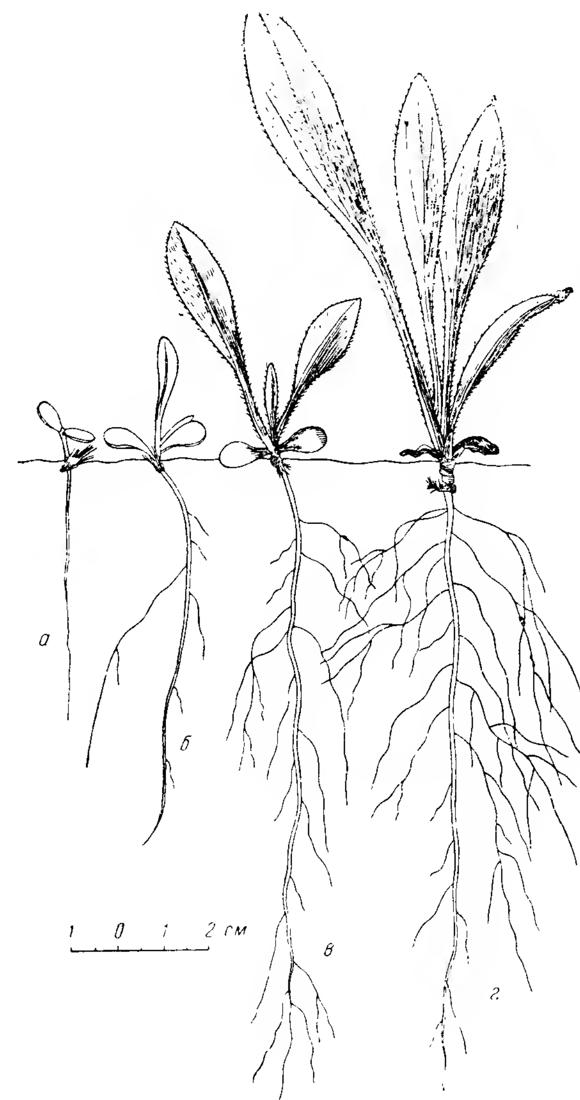


Рис. 1. Строение сеянцев.
а — фаза семядолей; *б* — фаза первого листа; *в* — фаза второго листа; *г* — фаза четвертого листа.

В конце первого года жизни (октябрь) растения по-прежнему находятся в состоянии розетки. У небольшого числа растений она не ветвится — пазушные почки остаются спящими.

Большинство же растений развивается иначе. На укороченном стебле главного побега имеется 20—25 листьев, из которых 10—12 нижних к этому времени отмирают. В пазухах отмерших листьев последовательно в акропетальном направлении развиваются 5—10 побегов второго порядка. Число листьев у нижних побегов 8—9, у верхних — 2—3. Первые листья цельные, широколанцетовидные. Появление надрезов на листьях боковых побегов зависит от местоположения последних на главном побеге. Чем ниже расположен боковой побег, тем позже у него появляются

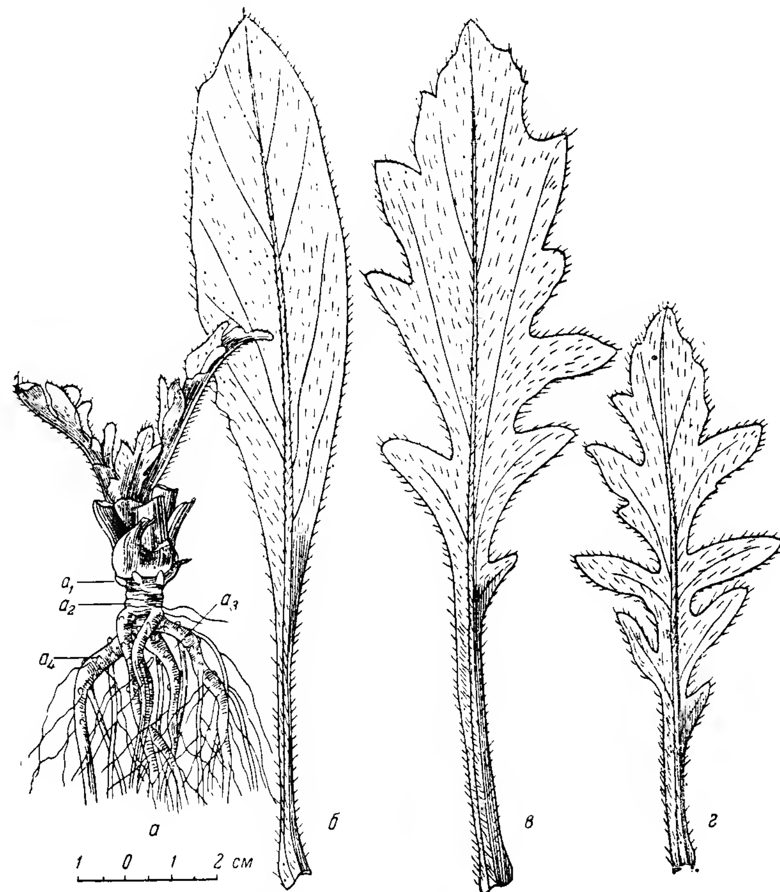


Рис. 2. Строение растения в середине августа первого года жизни.

а — растение в фазе прикорневой розетки; a_1 — почки в пазухах нижних отмерших листьев; a_2 — гипокотиль; a_3 — главный корень; a_4 — почки на корнях второго порядка; *б* — нижний лист; *в*, *г* — верхние листья.

раздельные листья. Так, у побегов, образовавшихся в пазухах первого и второго листьев главного побега, надрезы появляются у 7—8-го листа, у следующих за ними — после 6, 5, 4-го и т. д. Верхние побеги имеют только перисторaздельные листья, цельные — не образуются вообще.

На гипокотиле появляются придаточные почки, рост которых начинается после образования пазушных побегов. У более сильных растений часть из них (4—6) развивается в небольшие розеточные (с 3—4 листьями) побеги. У менее развитых растений гипокотильные почки не прорастают.

Корни растений густо покрыты придаточными почками, число которых продолжает увеличиваться. На рис. 3 изображены два корня второго порядка (четыре других, развитых значительно сильнее, удалены). Некоторые из почек уже проросли и образовали побеги, имеющие 2—3 небольших листа. Длина стебля до первого узла у таких побегов зависит от расположения проросшей почки относительно поверхности почвы.

Так, у ниже расположенного побега (*а*) она равняется 4.5 см, у верхнего (*б*) — 1 см. Закономерности в порядке прорастания почек нет. Одновременно прорастают почки и на базальной и в средней части корней (рис. 3). Прорастание почек приводит к возникновению прочных сплетений корней и сосредоточению их, таким образом, в одном месте. Питающие корни тонкие, короткие. Основание главного побега втянуто в почву на глубину до 2 см.

Второй год жизни. Растения в условиях Московской обл. перезимовывают хорошо — выпады не наблюдаются. В течение зимы большинство листьев отмирает. В каждой розетке сохраняются лишь 2—4 наиболее молодых листа, прикрывающих верхушечную почку. Отрастание побегов начинается в конце апреля. Характер возобновления зависит от особенностей строения растений.

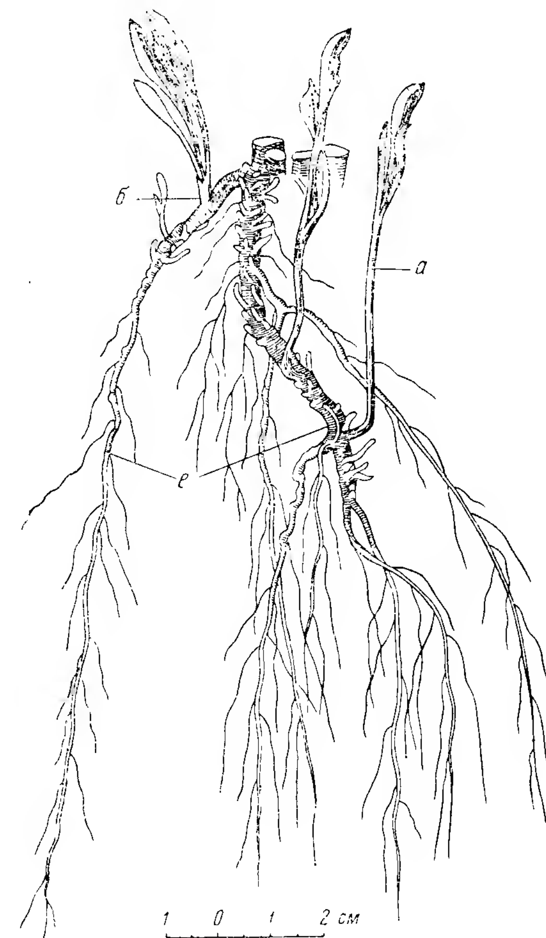


Рис. 3. Развитие придаточных почек на корнях.

а — нижний придаточный побег; *б* — верхний придаточный побег; *в* — корни второго порядка.

Если надземная часть растения представлена неветвящимся укороченным главным побегом — розеткой, рост начинает верхушечная почка. Розеточные листья, образующиеся весной (5—8), небольшие, перисторассеченные или перисторaздельные. У слабо развитых растений пазушные почки остаются спящими. Для более крупных растений характерно наряду с ростом верхушечной почки главной розетки прорастание почек в пазухах нижних листьев. У растений, которые ушли в зиму с бо́льшим числом пазушных побегов, а у многих и придаточных, рост начинают одновременно верхушечные почки всех побегов. Кроме того, продолжают рост подземные придаточные побеги и прорастают новые придаточные почки. Число пазушных и придаточных побегов, их величина и расположение у каждого растения свое, особенное. Сколько растений — столько и вариантов.

В последней декаде мая начинается усиленный рост генеративной части побегов и выдвижение цветоносов. В связи с оттоком запасных питательных веществ к точкам роста в центре утолщенной подземной части (стебель вегетативной части главного побега, гипокотиль и базальная часть главного корня) происходят изменения — разрыхляются и темнеют ткани, образуются небольшие ячеи.

В середине июня зацветают первые растения и через 13—15 дней начинается массовое цветение. В фазе массового цветения (начало июля) растения имеют весьма различное строение.

Так, имеются растения, у которых развит только главный побег, несущий одно соцветие. Пазушные почки остаются спящими. Стебель вегетативной части побега короткий (высота 0.7 см) и почти не утолщен.

Полной противоположностью им являются растения, у которых большинство почек как на вегетативной, так и на генеративной частях главного побега развиваются в генеративные побеги и число последних достигает 20—27. Продолжительность цикла развития этих побегов, таким образом, неодинакова. Одни из них (нижние) образуются в конце лета предыдущего года и зимуют в виде розеток (озимые), другие начинают рост лишь весной текущего года жизни (моноциклические).

У ряда растений побеги второго порядка развиваются только на вегетативной части главного побега; причем, у большинства растений — в пазухах нижних листьев, но у некоторых — верхних. Число побегов варьирует от 4—5 до 17. Так как стебель вегетативной части главного побега имеет небольшую высоту (1.5—2 см), боковые побеги располагаются очень скученно. Если число их невелико (5—7), они обычно расположены в виде кольца (см. рис. 5). У одних растений генеративная часть побегов ветвится, причем число соцветий в этом случае увеличивается до 45—60, у других нет.

Имеются также растения, у которых пазушные побеги остаются в состоянии розеток. Но развивается множество придаточных побегов как надземных, так и подземных (рис. 4). Надземные побеги вегетативные. Они представлены небольшими розетками, состоящими из цельных ланцетовидных листьев. У некоторых побегов в пазухах нижних листьев уже имеются боковые побеги (*в*), а на нижней безлистной части стебля появляются первые придаточные корни. Подземные побеги тонкие, этиолированные. Число питающих корней, расположенных между ними, невелико.

Наконец, у некоторых растений не только пазушные, но и часть придаточных побегов являются генеративными. На рис. 5 изображено растение, у которого имеется 15 генеративных побегов, из них 7 пазушных побегов второго порядка и 8 придаточных, развившихся на корнях. Высота главного побега 64 см, диаметр стебля вегетативной части 0.8 см; генеративная часть не ветвится. Высота побегов второго порядка в среднем 70 см, диаметр 0.4—0.6 см; генеративная часть сильно ветвится — имеются оси третьего и четвертого порядков. Придаточные побеги развиты несколько слабее: высота 55—70 см, диаметр 0.2—0.3 см, ветвления нет.

Ко времени массового цветения все листья на вегетативной части побега (*г*) и небольшое число нижних — на генеративной (*д*), отмирают. Как было отмечено выше, последние из розеточных листьев, образующихся весной текущего года, имеют перисторассельную форму. На генеративной части побегов форма листьев изменяется (в акропетальном направлении) от черешковых перисторассельных через черешковые цельные широколанцетовидные до сидячих узколанцетовидных. Следует подчеркнуть, что каждое растение весьма своеобразно и характер изменения формы листьев варьирует чрезвычайно.

На придаточных генеративных побегах перисторассельные листья не развиваются. Все листья цельные, но нижние из них черешковые, иногда с крупнопильчатым краем, верхние — сидячие ланцетовидные с ровным краем.

Цветение продолжается 18—20 дней. К концу цветения (конец июля) начинают созревать семена на главном побеге и побегах второго порядка. В конце августа наступает массовое созревание семян. Однако в это время все еще цветут отдельные придаточные побеги, отстающие в развитии. Растения в этот период декоративной ценности не имеют. По окончании созревания семян цветоносы быстро отмирают, но ниже генеративная часть побегов еще долго остается живой, так как процесс отмирания тканей приостанавливается.

В конце октября строение растений таково. На рис. 6 изображено растение, у которого имеется 10 генеративных побегов второго порядка (*а*), развившихся в пазухах самых нижних листьев главной розетки, и 2 тонких вегетативных побега гипокотильного происхождения (*б*).



Рис. 4. Развитие придаточных побегов.

а — корень второго порядка; *б* — придаточный побег первого порядка; *в* — боковой побег; *г* — придаточные корни; *д* — подземный побег; *е* — питающие корни.

На генеративной части побегов после отмирания цветоносов пробуждаются пазушные почки. Развитие пазушных побегов происходит, начиная с пазух верхних листьев, в базипетальном направлении. Побеги небольшие, вегетативные.

Отрастают также побеги возобновления, но очень маленькие и слабые. Восемь таких побегов (*в*) развилось из пазушных почек вверху вегетативной части главного побега, выше побегов второго порядка. На вегетативной

части побегов второго порядка большинство почек (*д*) только начинает расти, число побегов (*г*) очень мало. На гипокотиле и базальной части корней сосредоточено множество мельчайших спящих почек (*е* и *ж*).

В утолщенной подземной части (*з*) образовалась закрытая полость (*и*) диаметром 0.9 см и глубиной 1.5 см, начало которой было положено в период роста генеративной части побега весной. Стенки полости по-

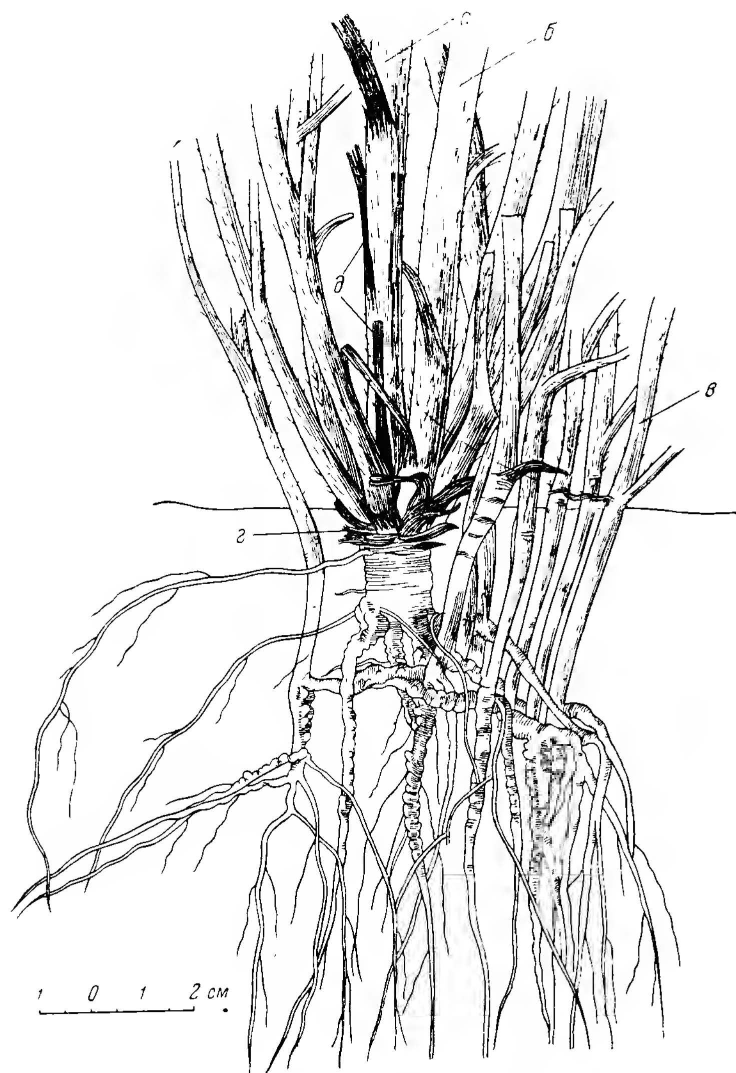


Рис. 5. Строение сеянца в фазе цветения.

а — главный побег; *б* — побег второго порядка; *в* — придаточный побег; *г* — отмершие листья на вегетативной части побега; *д* — отмершие листья на генеративной части побега.

крыты отмершими тканями, пробиваясь сквозь которые, растут 3 маленьких белых почки. Ткани генеративной части побега здоровые.

Корневая система представлена отчетливо видным главным корнем (*к*), корнями второго и третьего порядков, имеющими диаметр базальной части 0.5—0.7 см, и тонкими питающими корнями третьего и четвертого порядков. Основание побегов втянуто в почву на глубину до 6 см.

У более мощно развитых растений (рис. 7) часть побегов возобновления успевает образовать генеративную часть и зацвести (моноциклический тип развития). Описываемое растение имеет на вегетативной части

главного побега 17 генеративных побегов второго порядка. У верхних из них (*а*) в пазухах нижних листьев развились только генеративные побеги. У нижних (*в*) — только вегетативные. Средние (*б*) — занимают промежуточное положение. У них имеется 1—2 генеративных побега третьего порядка и 2—3 вегетативных.

Наступающие морозы убивают надземную часть побегов. Вокруг растений имеются сеянцы, развившиеся из опавших семян — «самосев».

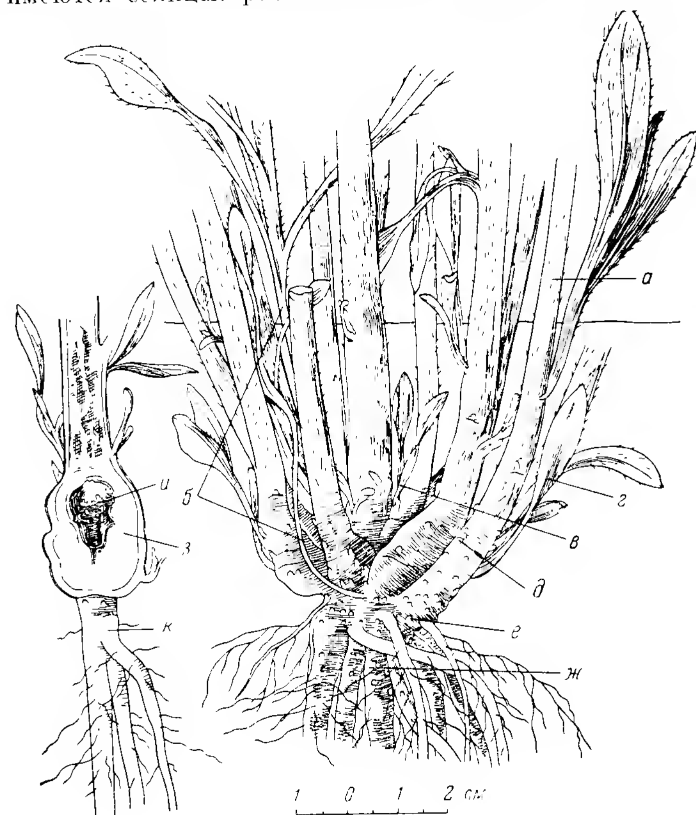


Рис. 6. Строение растения в конце второго года жизни.

а — побег второго порядка; *б* — придаточные побеги гипокотильного происхождения; *в* — побег возобновления второго порядка; *г* — побег возобновления третьего порядка; *д* — вегетативная часть побега второго порядка; *е* — почки на гипокотиле; *ж* — почки на корнях; *з* — утолщенная подземная часть; *и* — закрытая полость; *к* — главный корень.

Третий год жизни. В течение зимы около 25% растений отмирает. У растений этой группы после вынужденного отмирания надземной части побегов, которое происходит в начале зимы, этот процесс не останавливается и распространяется на подземную базальную часть. Отмирание тканей идет быстро и к весне система главного побега полностью отмирает. Так как на корнях таких растений нет придаточных почек или их очень мало и они не прорастают, продолжительность жизни растений ограничивается двумя годами.

Остальные растения продолжают развитие, и в конце апреля у них начинается отрастание. Для большинства растений характерно следующее (рис. 8). После отмирания генеративной части главного побега и распространения этого процесса на утолщенную подземную часть растения, закрытая полость, об образовании которой упоминалось ранее, становится открытой и значительно увеличивается в размере (*а*). У некоторых растений внутри полости растут крошечные этиолированные побеги (*е*).

Характер отмирания побегов второго порядка неодинаков и зависит
от их местоположения на главном побеге. Верхние побеги второго порядка
(3—4), у которых вегетативная часть сведена к минимуму, отмирают
полностью (*б*). Лишь у некоторых из них (*в*) развиваются 1—2 слабых
побега в пазухах самых нижних листьев, но так как эти побеги находятся
вблизи очагов отмирающих тканей (снизу — центральная полость,
сверху — отмершая генеративная часть) они вскоре отмирают. Побеги,
расположенные ниже (*г*), имеют хорошо развитую вегетативную часть,
на которой отрастают 5—10 побегов третьего порядка. Дальнейшее раз-
витие последних зависит от интенсивности процесса отмирания тканей

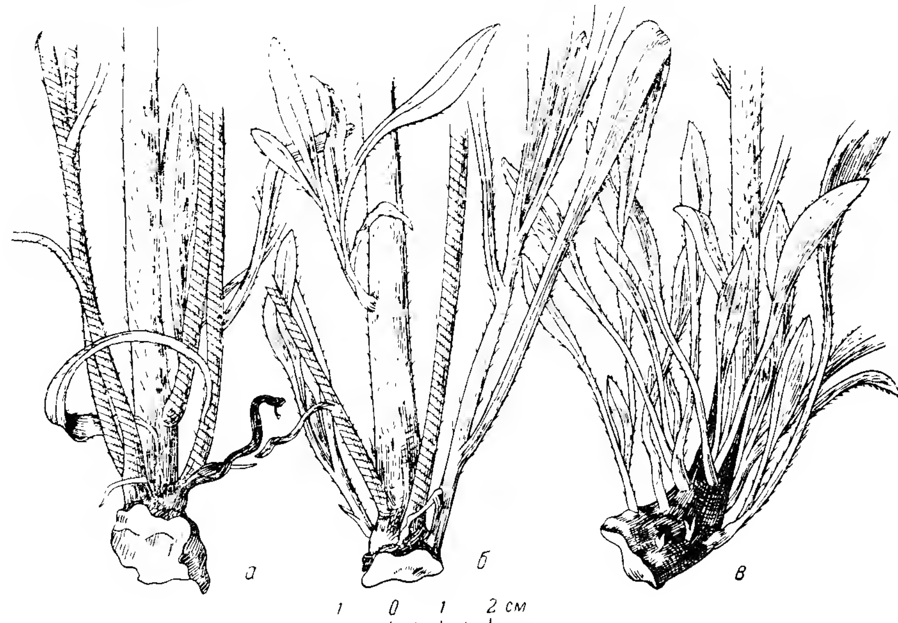


Рис. 7. Характер развития генеративных побегов второго порядка (заштрихованы генеративные побеги третьего порядка).
Побеги: *а* — верхний; *б* — средний; *в* — нижний.

в утолщенной подземной части. Если процесс идет медленно, некоторые из них цветут и даже приносят семена. В случае быстрого разрушения тканей связь побегов с корнями нарушается и они отмирают в первой половине лета на ранних этапах развития.

Однако у растений, живущих третий год, как правило, имеются при-
даточные побеги. Некоторые из них цвели в предыдущем году. Генера-
тивная часть таких побегов отмерла, а на живой вегетативной части раз-
вивается небольшое число побегов второго порядка. Наиболее ценными
в отношении возобновления являются придаточные побеги, развившиеся
в предыдущем году из почек, расположенных на базальной части корней,
и зимовавшие в состоянии розеток. Это крупные хорошо развитые по-
беги с довольно толстым укороченным стеблем (*д*) и придаточными кор-
нями. На корнях растений имеется большое число мелких спящих почек.
Питающие корни по-прежнему развиты слабо.

Значительный интерес представляет небольшое число растений, у ко-
торых побегопроизводительная способность корней необыкновенно вы-
сока (рис. 9). Придаточные побеги развиваются на корнях второго и более
крупных корнях третьего порядка до глубины 30 см от поверхности
почвы. По отношению к корню эти побеги расположены под острым углом,
который тем меньше, чем более вертикальное положение занимает
корень. В побеге развиваются главным образом почки, расположенные

на стороне корня, обращенной вверх — к поверхности почвы; на нижней стороне побеги возникают лишь из отдельных почек. Общее число придаточных побегов такого рода у отдельных растений достигает 1500, причем на 1 см длины корня приходится 6—10 побегов. Верхние из них выходят на поверхность почвы и развивают 2—3 маленьких цельных листа. Количество питающих корней у таких растений очень мало, причем на некоторых корнях с особенно большим числом придаточных побегов их почти нет. При отделении и посадке такой части растения — корня с многочисленными подземными побегами (рис. 9) — она вскоре погибает, так как процессы ассимиляции и корневого питания не могут осуществляться.

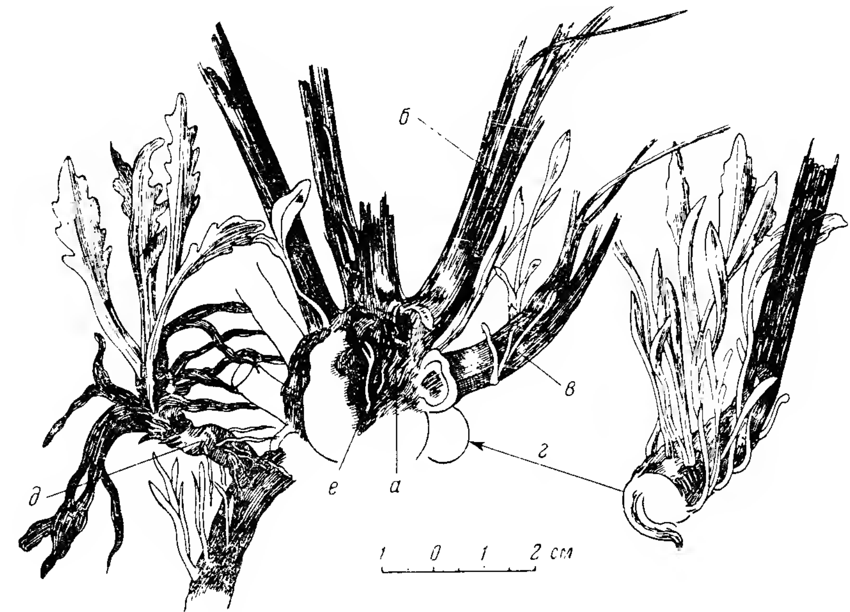


Рис. 8. Отрастание побегов возобновления (весна третьего года жизни).
а — центральная полость; *б*, *в*, *г* — побеги второго порядка; *д* — придаточный побег корневого происхождения; *е* — побег, образовавшийся внутри полости.

В первых числах июля начинается цветение. Спустя 14—15 дней (третья декада июля) бо́льшая часть растений цветет, у других — соцветия все еще спрятаны в кроющих листьях, наконец развитие ряда растений вообще приостанавливается на фазе отрастания.

Для цветущих растений характерна относительно небольшая глубина центральной полости (до 1.3 см) и опробковение стенок. Бо́льшая часть тканей утолщенной подземной части здоровы. Отмершие еще весной верхние побеги второго порядка к этому времени разрушаются и отпадают, увеличивая и без того большой диаметр полости. У нижних побегов второго порядка (5—8) процесс разрушения тканей, хотя и распространяется на стебель вегетативной части, но вскоре локализуется, так как стенки полости опробковевают. В результате образуется узкая неглубокая полость (диаметр 0.25—0.3 см, глубина 0.5 см). На сохранившейся вегетативной части, высота которой варьирует от 0.5 до 5 см, развивается от 1 до 5 побегов третьего порядка (всего на растении 20—25), большинство из них генеративные. Развитие побегов зависит от их местоположения на растении и в большой мере от близости к очагам отмерших тканей. Побеги, расположенные в непосредственной близости к таковым, — тонкие, слабые (диаметр 0.25 см). Они обычно отстают по фазе развития, а если

отмирание тканей продолжается, то отмирают. Крупные побеги (диаметр 0.5 см) иногда слабо ветвятся, образуя 1—2 побега четвертого порядка.

У многих растений, для которых характерны значительные разрушения в утолщенной подземной части, на вегетативной части побегов третьего порядка развиваются придаточные корни. Это представляет интерес,

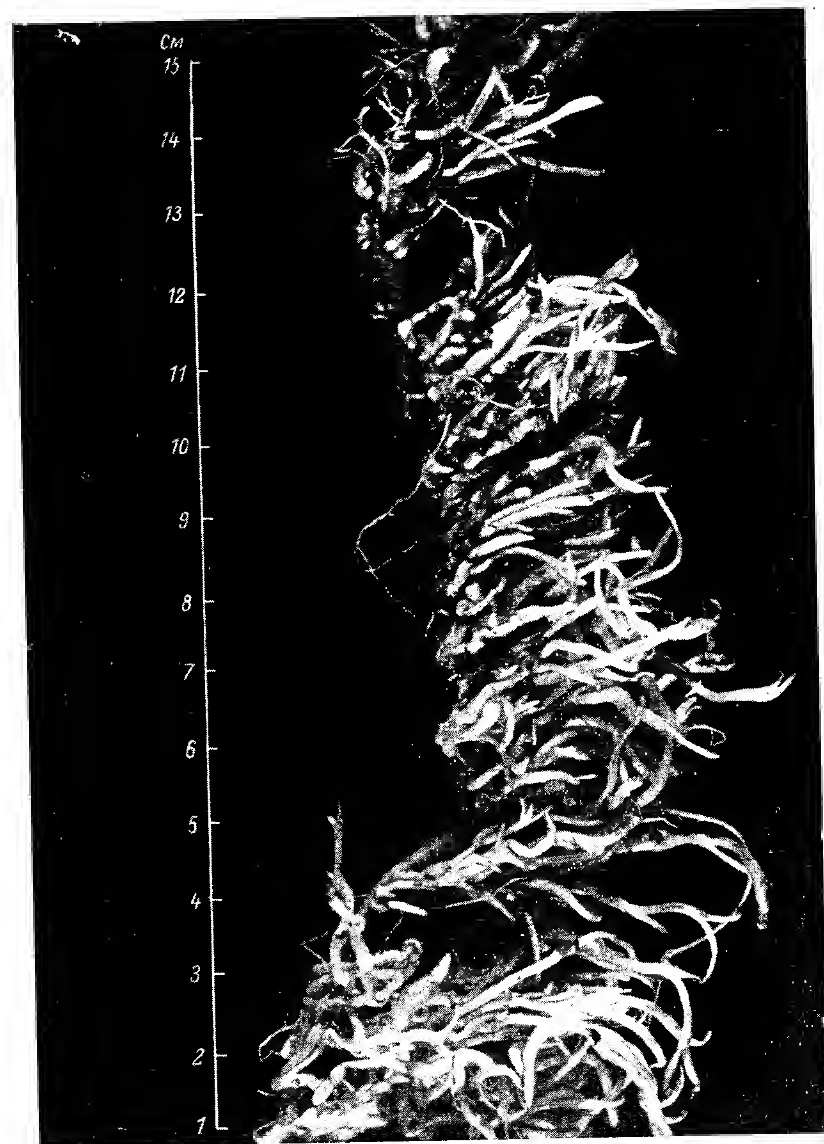


Рис. 9. Корень второго порядка с развившимися на нем придаточными подземными побегами.

так как у побегов второго порядка они не образуются. Однако у растений с замедленным протеканием процесса отмирания тканей придаточные корни также не образуются.

У многих растений можно проследить зависимость состояния придаточных побегов от их местоположения. Побеги, расположенные выше других (на гипокотиле или базальной части корней), — генеративные, ниже — вегетативные, причем размеры вегетативных побегов уменьшаются по направлению к верхушке корня. На вегетативной части при-

даточных побегов, цветших в прошлом году, развились побеги второго порядка как генеративные, так и вегетативные. У всех придаточных побегов имеются придаточные корни.

Таким образом, у трехлетних растений цветение проходит на побегах третьего порядка и в очень небольшой мере — четвертого, а также на придаточных побегах гипокотильного и корневого происхождения второго и первого порядков.

На рис. 10 показано одно из наиболее крупных растений. Диаметр утолщенной подземной части 3 см. Полость большая (диаметр 2 см, глубина 2.5 см). Пристенные ткани полости рыхлые, отмирание их продолжается. Генеративная часть побега отмерла еще не полностью (жив

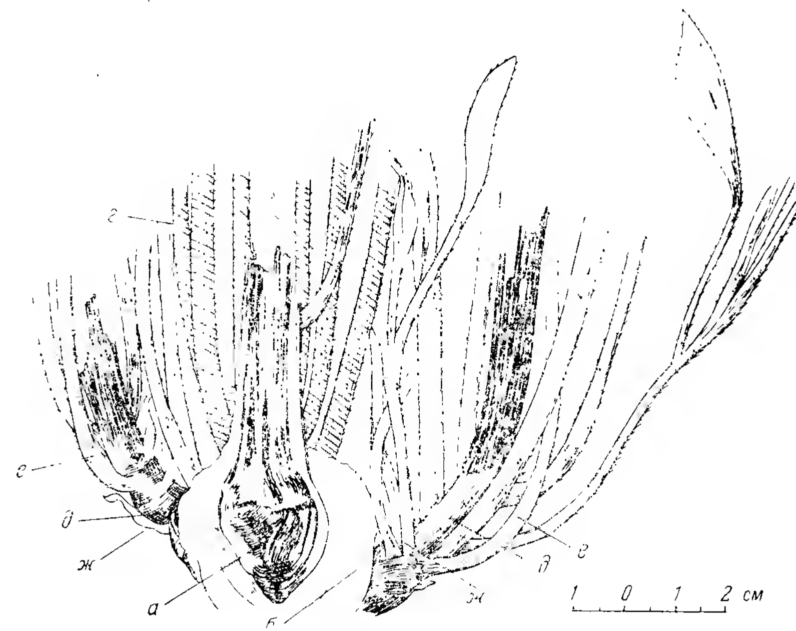


Рис. 10. Строение растения третьего года жизни.

а — центральная полость; *б* — здоровые ткани утолщенной подземной части; *в* — отмирающий генеративный побег второго порядка; *г* — генеративные побеги второго порядка, развившиеся в пазухах верхних листьев вегетативной части главного побега; *д* — нижний побег второго порядка; *е* — генеративный побег третьего порядка; *ж* — вегетативный побег третьего порядка.

узкий слой древесины и кора), в связи с чем из пазушной почки на высоте 2.5 см развился слабый генеративный побег (*в*), который уже начинает отмирать. Развились в генеративные побеги (*г*) также 7 почек в пазухах верхних листьев вегетативной части главного побега.

Ниже расположены 9 побегов второго порядка (*д*), у которых генеративная часть отмерла, а на вегетативной развились побеги третьего порядка (*е* и *ж*) в числе 5—7. Общее число побегов третьего порядка 62, из них 44 генеративных.

Таким образом, у описываемого растения система главного побега находится в относительно хорошем состоянии. Кроме того, развито значительное число побегов корневого происхождения: 29 вегетативных и 2 генеративных первого порядка. Один из придаточных побегов цвел в предыдущем году и на его основании развилось 5 генеративных и 8 вегетативных побегов второго порядка.

Небольшая часть растений, как было отмечено выше, не имеет генеративных побегов вообще. Их надземная часть состоит из большого числа розеточных побегов (до 75). Изучение таких растений показало, что система главного побега у них полностью отмерла и разрушилась. После

отмирания утолщенной подземной части растения корни второго порядка оказываются разобщенными. Все вегетативные побеги — придаточные, развившиеся на корнях. В связи с тесным переплетением корней придаточные побеги (60—75) сжаты в один пучок. Они не могут отдалиться друг от друга и занять новую площадь. Поэтому, несмотря на наличие придаточных корней, их корневое питание ослаблено (между корнями почти нет почвы). В связи с этим побеги не образуют генеративной части и в дальнейшем постепенно отмирают.

Однако если такие побеги отделить и посадить на новое место они обычно зацветают на следующий год. Продолжительность жизни отделенных частей не превышает двух лет.

В конце августа начинается созревание семян на побегах третьего порядка. Однако многие из них отмирают раньше, что является результатом разрушения тканей в стебле вегетативной части побегов второго порядка.

К концу третьего года жизни центральная полость у растений, цветших в текущем году, становится очень большой. Увеличивается также полость в стебле вегетативной части побегов второго порядка, а иногда последняя отмирает полностью вместе с побегами третьего порядка. Иногда на основании самых нижних побегов третьего порядка, имеющих придаточные корни, развивается несколько почек, или, что реже, побегов возобновления, но обычно они вскоре отмирают. Побеги третьего порядка, развивающиеся на базальной части побегов гипокотильного происхождения, более крупные. Но в случае, если вся утолщенная подземная часть разрушается, гипокотильные побеги также отмирают. Дольше других остаются живыми придаточные побеги корневого происхождения. Почки имеющиеся на корнях, чернеют и отмирают по направлению от верхушки корня к его базальной части.

Многочисленные сеянцы «самосева» покрывают почву между растениями. Некоторые из них появились в конце второго года жизни растений, другие — третьего. Поэтому развиты они неодинаково, но все находятся в вегетативном состоянии.

Четвертый год жизни. Отрастание начинается позже обычного на 15—20 дней (середина мая), причем у малого числа растений — около 10%. Остальные растения к этому времени отмирают. Выкопанные в конце мая отрастающие растения состоят из 2—3 не связанных между собой частей. Каждая часть состоит из одного или нескольких отмерших побегов. Побеги возобновления текущего года развиваются из почек, сохранившихся на их корнях. Развитие побегов идет за счет питательных веществ, содержащихся в корнях. Некоторые из них отрастают, но большинство гибнет, не достигая поверхности почвы, как только эти запасы истощаются. К началу июля все растения отмирают.

Сеянцы «самосева» буйно растут, и в середине августа некоторые из них зацветают.

Выводы

Семенное потомство *G. grandiflora* hort. представлено растениями, значительно отличающимися по характеру развития.

Продолжительность жизни растений в условиях культуры ограничивается тремя годами, в течение которых развивается две, реже три, генерации побегов. Монокарпические побеги — озимые, но часть побегов развивается по типу моноциклических.

Вегетативное возобновление осуществляется за счет зимующих розеточных побегов и почек, которые развиваются на погруженной в почву вегетативной части побегов в пазухах розеточных (первый год) и низовых листьев. В зимний период бо́льшая часть розеточных листьев отмирает, сохраняются лишь самые молодые, закрывающие верхушечные почки.

Цветение наступает на второй год жизни растения. Весной этого года интенсивный отток запасных питательных веществ, связанный с ростом генеративной части побегов, приводит к разрыхлению тканей в утолщенной подземной части (вегетативная часть главного побега, гипокотиль и базальная часть главного корня) и образованию ячей. После созревания семян цветоносы отмирают, но ниже генеративная часть побегов еще долго остается живой. При наступлении морозов происходит вынужденное отмирание надземной части побегов. Процесс отмирания распространяется в базипетальном направлении и охватывает вегетативную часть побегов. Скорость прохождения процесса отмирания тканей в значительной мере определяет продолжительность жизни системы главного побега и растения в целом.

Часть растений (в опыте около 25%) развивается по типу двулетних. У них имеется только одна генерация побегов. Корневая система представлена системой главного корня. Основную роль в ее создании играет базальная часть главного корня, на которой развивается 5—7 корней второго порядка. Мочка развита слабо. Придаточные почки на корнях не образуются вообще или число их мало и они остаются спящими. Процесс разрушения тканей происходит очень интенсивно и приводит к полному отмиранию растений к весне третьего года жизни.

Для растений с большей продолжительностью жизненного цикла характерен замедленный процесс отмирания тканей в системе главного побега, а главное — развитие придаточных побегов. Система главного побега отмирает в течение третьего года жизни (развивается две, реже три, генерации побегов). У побегов третьего порядка на вегетативной части образуются придаточные корни — следствие значительных разрушений в утолщенной подземной части растения и нарушения корневого питания.

Придаточные почки появляются в конце первого года жизни растений на гипокотиле и корнях второго и отчасти третьего порядка. На следующий год некоторые из придаточных побегов цветут, но для большинства характерно цветение на третий год жизни растений. Побегопроизводительная способность корней у некоторых растений очень высока (до 1500). Однако число надземных побегов обычно не превышает 75, т. е. процент реализации очень низок. Это в большой мере обусловлено несоответствием между числом подземных побегов и почек и слаборазвитой корневой системой.

Придаточные побеги, развивающиеся на корнях, не осуществляют функций вегетативного размножения, так как не могут отдалиться друг от друга и занять новую площадь. Они являются лишь приспособлением, способствующим продлению жизни растения и увеличению семенного потомства. Однако их можно с успехом использовать для целей искусственного вегетативного размножения.

Декоративная ценность растений *G. grandiflora* неодинакова, несмотря на выровненность по признакам соцветия, и зависит от особенностей их строения и связанной с ним продолжительности жизни. Для создания расы *G. grandiflora*, однородной в этом отношении, необходимо применение методов селекционной работы. Отбор, проводимый на многолетность растений, даст требуемые результаты.

ЛИТЕРАТУРА

Андрейченко К. И. (1953). Цветы в Сибири. — Арцыбашев Д. Д. (1941). Декоративное садоводство. — Благовидова М. С. (1960). Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду АН СССР. В кн. «Декоративные многолетники». — Верещагина И. В. (1960). Грунтовое цветоводство на Алтае. — Гесдёрфер М. (1913). Многолетники. — Дрейман А. Я. и Г. Е. Киселев. (1937). Летники и сопутствующие им культуры. — Киселев Г. Е. (1949). Цветоводство. — Кичунов Н. И. (1936). Многолетники. — Краснова Н. С.

(1959). Цветочные растения. — Матвеев С. Н. и Г. Е. Киселев. (1949). Цветоводство. — Мерло А. С. и С. Д. Георгиевский. (1956). Справочник цветовода. — Николаенко Н. П., В. В. Бакуленко, Т. М. Алейникова и Р. В. Оборина. (1955). Многолетники и розы. — Сулимов Б. Н. (1960). Цветы. — Сушков К. Л. (1954). Цветоводство. — Тавлинова Г. К. и Н. И. Гладкий (1958). Многолетники. — Тулинцев В. Г. (1953). Цветоводство. — Харузин А. Н. (1928). Грунтовое цветоводство. — Bailey L. H. (1927). The Standart Cyclopedia of Horticulture. II. — Foerster K. (1956). Der Steingarten der sieben Jahreszeiten. — Matzner E. (1958). Das Steingartenbuch. — Reiter G. (1928). Die Praxis der Schnittblumengärtnerei.

Дендрологический сад
им. Р. И. Шредера.
Москва.

CERTAIN PECULIAR FEATURES OF THE ONTOGENESIS OF *GAILLARDIA GRANDIFLORA* HORT.

By I. P. Ignatiyeva

SUMMARY

The seed progeny of *Gaillardia grandiflora* hort. is represented by plants that are distinguished by the character of their development. A certain proportion of plants (25 per cent, as observed in the experiment) develop as biennials. The adventious buds on the roots are not formed or their number is small and they remain dormant. The process of the destruction of tissues is very intense and leads to the death of the plants by the spring of the third year of life, while the normal longevity of the representatives of this species equals three years. Normally these plants are characterized by the slow rate of the process of the degeneration of tissues in the system of the main shoot, by the development of adventitious roots and adventious buds. The adventitious shoots do not accomplish the function of the vegetative reproduction; they are but an adaptation contributing to the increasing of the longevity of this plant and to the increasing in numbers of the seed progeny.

А. Е. Катенин

ЭНДОТРОФНАЯ МИКОРИЗА У ВИДОВ ЛИЛЕЙНЫХ И ЛЮТИКОВЫХ В АРКТИКЕ

С 7 рисунками

(Получено 1 XI 1961)

Проблема микотрофии арктических растений представляет большой интерес. Можно ожидать, что суровый климат и бедность почв питательными веществами вызывают возникновение особых форм симбиоза. Для выяснения этого вопроса мы предприняли исследование строения микоризы и взаимоотношений компонентов симбиоза — грибов из класса Фикомицетов и представителей семейств Лилейных и Лютиковых. Причем, для сравнения мы имели данные о строении микоризы у некоторых из этих видов из других районов.

В 1959 г. в окрестностях г. Воркуты нами были собраны представители местной флоры для исследования микоризы у растений южной тундры. В данной статье рассматриваются данные о микотрофии представителей только двух семейств, обработанных в первую очередь.

В полевой период (с июля по сентябрь) корневые окончания растений просматривались на месте под микроскопом для предварительного обнаружения микоризы и установления ее типа. При этом использовался метод мацерации, предложенный И. М. Штеренбергом (1951). Согласно этому методу, части корней помещались на предметное стекло в каплю 20—30%-го раствора KOH и кипятились 1—3 минуты (продолжительность кипячения зависит от концентрации раствора и толщины корня). Затем размягченные корни накрывались покровным стеклом и легким нажатием на него раздавливались. Для дальнейшего исследования в лаборатории просмотренные корневые окончания фиксировались в 70%-м спирту.

В ходе камеральной обработки мы делали поперечные срезы фиксированных корней (бритвой от руки), затем производилось окрашивание анилиновой синью в молочной кислоте и зарисовка срезов.

За помощь, оказанную в процессе работы, и ценные указания выражаю свою признательность Б. Н. Василькову.

Исследованные нами виды семейств Лилейных и Лютиковых характерны для флоры восточно-европейских тундр. В растительном покрове они не играют значительной роли и встречаются в различных местообитаниях в небольших количествах. Бóльшая часть материала для фиксации была собрана в сообществах *Salix glauca* L.: в разнотравно-моховом ивняке с сырой торфянистой почвой, расположенном на склоне моренной гряды, и в злаково-разнотравном ивняке с гумусированной рыхлой почвой, на берегу р. Воркуты.

Микотрофия арктических растений изучена у ограниченного числа видов, главным образом у кустарников и кустарничков, имеющих эктотрофную микоризу или эндотрофную микоризу эрикоидного типа.

Хессельман (Hesselman, 1900) нашел микоризу у 37 видов, собранных в различных районах Арктики. Этот автор не исследовал подробно эндотрофную микоризу, найденную им у представителей сем. Сложноцветных, так как сомневался в симбионтной природе этого явления, однако он под-

черкивает, что морфологически она сходна с эндотрофной микоризой, описанной Шлихтом (Schlicht, 1889) у растений из Германии.

Иессен (Jessen, 1911) приводит указания о наличии эндотрофной микоризы у 6 видов из сем. *Ranunculaceae*: у них гифы образовывали клубки в клетках внутренних слоев коры.

О. С. Стрелкова (1956), исследовав растения Таймырского полуострова, отметила, что во всех случаях наличия эндотрофной микоризы гриб был переварен и находился в клетках и межклетниках в виде гомогенной массы. Такую повсеместную и исключительную распространенность переваривания, обычно происходящего лишь в конце вегетационного периода, она объясняет наличием особых отношений между симбионтами в условиях сурового климата и бедных азотом почв. По мнению Стрелковой, в Арктике взаимоотношения между компонентами симбиоза, в отличие от лесной зоны, носят оттенок паразитизма.

В литературе имеются многочисленные сведения об образовании у видов данных двух семейств эндотрофной микоризы фикомицетного типа (везикулярно-арбускулярной), образованной грибами из рода *Endogone* (Schlicht, 1889; Stahl, 1900; Сычева, 1952; Dominik i Nespiak, 1953; Крюгер, 1961).

Микориза у собранных нами тундровых растений сходна по строению с микоризой, описанной в указанных работах. Мы не нашли при этом особых черт строения, которые отличали бы микоризу арктических растений от микоризы этого же типа у растений других зон, что согласуется со сведениями Хессельмана (1900) и Иессена (1911).

По нашим наблюдениям, она характеризуется несептированными ветвистыми бесцветными гифами (2)—6—(9) μ в диаметре, занимающими межклетники и клетки мезодермы тонких корневых окончаний. На концах гиф часто развиваются овальные или круглые тела — везикулы, размер которых варьирует от 15×15 до 90×120 μ, а толщина оболочек везикул равна 1—3 μ. Заходя из межклетников в клетки мезодермы, гифы образуют там петли, которые перевариваются только в ее внутренних слоях. Гриб не проникает в эндодерму и центральный цилиндр.

Заражение происходит непосредственно через эпидермис и, возможно, через корневые волоски; при этом гриб проходит клетки эпидермиса и экзодермы, широко в них не расселяясь.

На поверхности корней иногда в большом количестве встречаются бурые септированные гифы (2)—4—(6) μ в диам., с члениками от 10 до 60 μ длины. Эти гифы плотно прилегают к корню и посылают ответвления в клетки эпидермиса. Систематическое положение гриба выяснить не удалось.

Микориза у Лилейных

Эндотрофная микориза, относимая различными авторами к этому типу, или по всем признакам относящаяся к нему, была отмечена более, чем у 17 родов: у *Polygonatum* — 6 видов, в том числе у *P. officinale* All. (Крюгер, 1961), у *Lilium* — 2 вида, у *Lloydia serotina* Rglb. (Стрелкова, 1956), *Convallaria majalis* L. (Сычева, 1952 и др.), *Majanthemum bifolium* Schm. (Сычева, Крюгер и др.), *Paris quadrifolia* L., *Tofieldia palustris* Huds. (Сычева), более чем у 15 видов рода *Allium*: *A. schoenoprasum* L., *A. porrum* L., *A. strictum* Schrad., *A. ursinum* L. и др. (Stahl, 1900; Ячевский, 1933; Sievers, 1953; Hawker и др., 1957; Крюгер, 1961), у *Asparagus* spp., *Gagea lutea* Ker. (Truszkowska, 1953; Крюгер, 1961) и у др.

Микориза у представителей этого семейства обнаружена в различных условиях климата и почв: в лесной зоне СССР (Ячевский, Сычева, Крюгер); в тундровой зоне на п-ве Таймыр (Тихомиров и Стрелкова, 1954; Стрелкова, 1956), в альпийском поясе Татр (Nespiak, 1953; Dominik i Nespiak, 1953; Dominik и др., 1954a, 1954б), в США (Jones, 1924; McDougall a. Liebtag, 1928), в Японии (Asai, 1934—1935), Австралии (Samuel, 1926), Египте (Yousef, 1946).

Нами исследованы два вида из семейства Лилейных (данные других авторов о микоризе этих видов приведены в таблице).

Данные о микотрофии исследованных видов

Название растений	Литературные сведения													Результаты исследования автора		
	Schlicht	Jessen	Peyronel (по Ячевскому)	Stahl	Ячевский	Asai	Сычева	Sievers	Dominik i Nespiak	Truszkowska	Dominik, Nespiak i Pachlewski	Стрелкова	Крюгер	микориза	везикулы	волоски
Сем. *Liliaceae*																
1. *Allium schoenoprasum*								[illegible]						[illegible]	[illegible]	—
2. *Veratrum lobelianum*				[illegible]		[illegible]			[illegible]		[illegible]		[illegible]	[illegible]		—
Сем. *Ranunculaceae*																
1. *Aconitum excelsum*														[illegible]	[illegible]	[illegible]
2. *Caltha palustris*	[illegible]		[illegible]				[illegible]		[illegible]				[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
3. *Delphinium elatum*													[illegible]	[illegible]	—	+
4. *Ranunculus acer*	[illegible]	[illegible]												[illegible]	—	—
5. *R. borealis*												[illegible]		[illegible]	—	—
6. *R. monophyllus*														[illegible]	[illegible]	—
7. *R. pygmaeus*		[illegible]												[illegible]	—	—
8. *R. repens*	[illegible]						[illegible]			[illegible]			[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
9. *R. samojedorum*														[illegible]	[illegible]	—
10. *Thalictrum minus*													[illegible]	[illegible]	[illegible]	—
11. *Trollius europaeus*			[illegible]		[illegible]		[illegible]						[illegible]	[illegible]	[illegible]	—

Примечание. + + — сильная степень микотрофии; + — — везикулы встречены не у всех образцов; — — нет микоризы, везикул или волосков.

Allium schoenoprasum L. — Берег р. Воркуты, заливаемая часть, в трещинах глинистых сланцев, 18 VII, вег.; там же, на задернованной глинистой почве, 25 VII, цв. Волосков нет. Гифы и везикулы находятся в межклетниках коры корней 2-го порядка. Везикулы круглые светло-коричневого цвета, заполненные зернистой густой массой. Определенного слоя переваривания нет. Заражение сильное. У цветущего экземпляра сильнее переваривание и меньше везикул (рис. 1).

Veratrum lobelianum Bernh. — Разнотравный ивняк на склоне оврага у р. Воркуты, 28 VII, вег.; разнотравно-моховой ивняк с сырой торфянистой почвой, 31 VII, плод.; разнотравный ивняк, 23 VIII, с отмершей после плодоношения надземной частью. Волосков нет. Гриб распространен внутриклеточно; везикулы очень редки, встречаются в клетках внешних слоев мезодермы. Во внутренних слоях мезодермы гифы подвергаются перевариванию (рис. 2).

Микориза у Лютиковых

Ранее она была найдена у 15 родов семейства: *Aconitum* — более 10 видов (Ячевский, 1933), *Actaea* — 3 вида, *Anemone* — 6 видов (Stahl, 1900; Jessen, 1911; Truszkowska, 1953); *Caltha palustris* L., *Delphinium* ssp. (Thomas, 1943; Крюгер, 1961), *Hepatica triloba* Gilib. (Mc Dougall a. Liebtag, 1928; Truszkowska, 1953), *Pulsatilla* — 3 вида, *Myosurus* sp. (Schlicht, 1889), *Ranunculus* — более 20 видов. *Thalictrum* — 5 видов, в том числе *T. alpinum* (Jessen) и *Trollius europaeus* L. Микориза не найдена



Рис. 1. *Allium schoenoprasum*, поперечный срез корня 2-го порядка. (Увел. 400).

а — комки переваренных гиф в клетках, начало переваривания (видны обрывки гиф); а' — «промежуточная» стадия переваривания (гомогенная масса); б — гифы в межклетниках; в — гифы в клетках.



Рис. 2. *Veratrum lobelianum*, поперечный срез корня 3-го порядка. (Увел. 400).

а — комки переваренных гиф в клетках, начальная стадия; а' — «промежуточная» стадия; б — везикула в клетке; в — гифы в клетке.

у водных представителей: *Batrachium* sp., *Ranunculus pallasii* Schlecht. и у ряда микотрофных (по данным некоторых авторов) видов из сильно увлажненных местообитаний. Стрелкова (1956) приводит сведения об отсутствии микоризы у 4 видов лютиковых с Таймырского полуострова, в том числе у таких, у которых в арктических районах была констатирована микориза, например у *Ranunculus borealis* Trautv. и *R. sulphureus* Soland. (Jessen, 1911). Нами просмотрено 11 видов этого семейства.

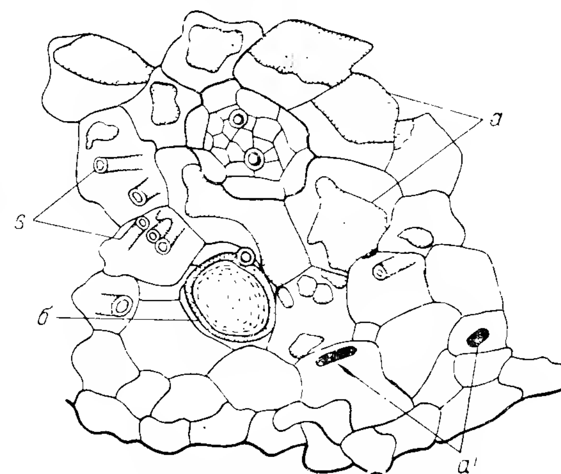


Рис. 3. *Caltha palustris*, поперечный срез корня 2-го порядка. (Увел. 400).

а — комки переваренных гиф в клетках, «промежуточная» стадия; а' — «конечная» стадия (отдельные интенсивно окрашивающиеся комки); б — везикула в клетке; в — гифы в клетках.

Aconitum excelsum Rchb. — Разнотравно-злаковый ивняк, 28 VII, цв. Волоски есть. Гифы занимают клетки внутренних слоев, слой переваривания выражен. Везикулы встречаются редко.

Caltha palustris L. — Берег ручья, 25 VII, плод. и вег. Волоски есть. У молодого растения встречаются внутриклеточно единичные везикулы и гифы, в глубоких слоях — комки переваренных гиф. У плодоносящего экземпляра имеются только переваренные гифы в клетках (рис. 3).

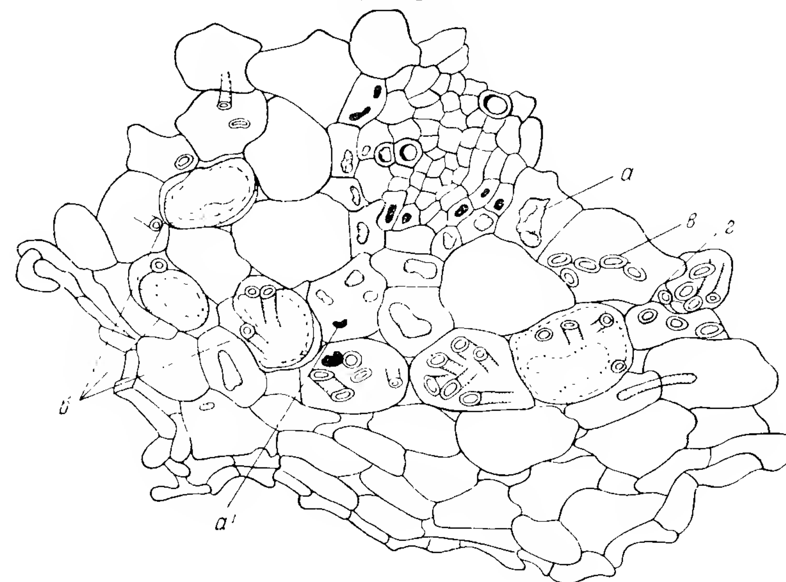


Рис. 4. *Delphinium elatum*, поперечный срез корня 2-го порядка. (Увел. 400).

а — комки переваренных гиф в клетках, «промежуточная» стадия; а' — «конечная» стадия; б — везикулы в клетках; в — гифы в клетках; г — гифы в межклетниках.

Delphinium elatum L. — Разнотравный ивняк, 28 VII, цв.; сырой ивняк, 31 VII, отцв. Волоски есть. Внутренние 2—3 слоя клеток мезодермы содержат комки переваренных гиф. Везикул особенно много в 4

и 5-м слоях мезодермы всасывающей зоны. У отцветающего экземпляра заражение сильнее и больше везикул (рис. 4).

Ranunculus acer L. — На краю дороги через поле овса, 10 VIII, цв. Волоски есть. Гриб находится в клетках и в межклетниках внутренних слоев мезодермы корней 2-го порядка. Гифы в клетках переварены, заражение слабое.

R. borealis Trautv. — Разнотравно-моховой ивняк, 31 VII, цв.; луговой склон гряды, 14 VIII, цв. Волоски не найдены. Гриб меж- и внутриклеточный. В клетках петли гиф и везикулы. Переваривание — во внутренних слоях мезодермы; у экземпляра, собранного позже, переваривание сильнее и нет везикул.

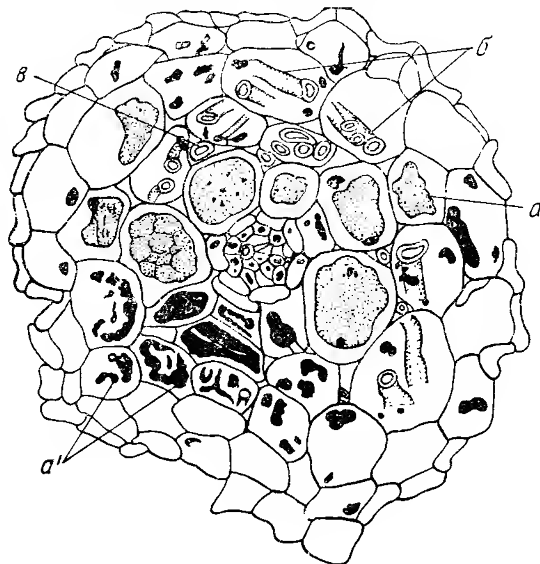


Рис. 5. *Ranunculus monophyllus*, поперечный срез корня 3-го порядка. (Увел. 400).

а — комки переваренных гиф в клетках, «промежуточная» стадия; *а'* — «конечная» стадия; *б* — гифы в клетках; *в* — гифы в межклетниках.

R. monophyllus Ovcz. — Берег р. Воркуты, склон сев. экспозиции, 25 VIII, оконч. плод. Волосков нет. Корни 3-го порядка имеют гифы гриба во внешних слоях мезодермы; в более глубоких слоях они перевариваются. Везикул мало, заражение сильное (рис. 5).

R. pygmaeus Wahl. — Северный склон оврага у снежника, 17 VIII, плод. Волосков нет. Гриб в клетках внутренних слоев мезодермы корней 2-го и 3-го порядков. В более глубоких слоях гифы перевариваются.

R. repens L. — По краю дороги через поле овса, 10 VIII, цв. Волоски есть. Гриб — в клетках наиболее глубоких слоев мезодермы корней 2-го и 3-го порядков. Гифы преимущественно переваренные, целые встречаются редко.

R. samojedorum Rupr. — Сырой песок, снесенный водой с холма, 20 VII, цв. Волоски не обнаружены, микоризы нет.

Thalictrum minus L. — Разнотравный ивняк с гумусированной почвой, 22 VII, вег. Волоски многочисленные. Гриб в клетках коры тонких корней, имеются гифы и везикулы. В глубоких слоях — комки переваренных гиф. Заражение сильное (рис. 6).

Trollius europaeus L. — Разнотравный ивняк, 31 VII, цв.; там же, 23 VIII, плод. Волосков нет. Гриб в межклетниках и в клетках последних двух слоев мезодермы 2-го порядка. Имеются везикулы. В последнем слое клеток происходит переваривание гиф. У растения, собранного позже, больше везикул и сильнее выражен процесс переваривания (рис. 7).

Характерной особенностью строения микоризы растений из окрестностей г. Воркуты, отличающей ее от типичной везикулярно-арбускулярной микоризы, является отсутствие арбускул. Ряд авторов сообщает также об отсутствии в некоторых случаях арбускул у микоризы этого типа. Так, Томас (Thomas, 1943), исследовавший растения Колорадо, приводит лишь единичные примеры образования арбускул. Чаще он находил только везикулы (например, у представителей сем. Лютиковых) и клубки гиф в клетках — «пелотоны». Хаукер (Hawker и др., 1957) указывает на образование клубков гиф в клетках корней микотрофных Лилейных. Джонсон (Johnson, 1949) сообщает о меньшем распространении у тропических растений микоризы «спорангиолярного» типа, для которого характерно развитие арбускул, по сравнению с микоризой, при наличии которой в клетках образуются петли гиф. Доминик и Неспияк (1953) отмечают, что на холодных почвах в альпийском поясе Татр при наличии фикомицетной микоризы арбускулы и везикулы не образуются.

Вслед за Данжером (цитир. по Mosse, 1959), большинство специалистов рассматривают арбускулы и везикулы как образования, присущие одному фикомицетному типу микоризы. При этом арбускулы возникают только в корнях и только при внутриклеточном расположении гиф; они сходны с гаусториями паразитических грибов и образование их является следствием защитной реакции микоризного растения на проникновение гиф в клетки корня (Jones, 1924; Burges, 1936).

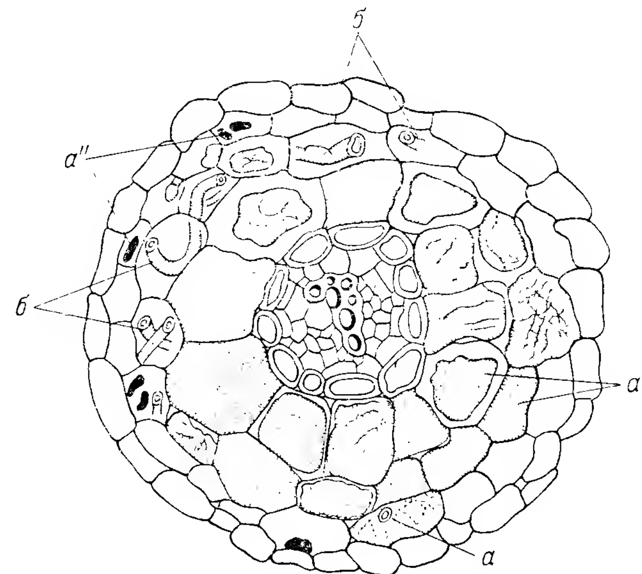


Рис. 6. *Thalictrum minus*, поперечный срез корня 3-го порядка. (Увел. 400).

а — комки переваренных гиф в клетках, «начальная» стадия; *а'* — «промежуточная» стадия; *а''* — «конечная» стадия; *б* — гифы в клетках.

Н. П. Горбунова (1956, 1957) считает, что существует определенная зависимость между количеством арбускул и характером взаимоотношений гриба и хозяина. По ее мнению, обилие арбускул указывает на неуравновешенные отношения и сильное сопротивление хозяина, причем простые (мало ветвистые) арбускулы возникают при очень обостренных отношениях, а сложные (сильно ветвистые) — при более уравновешенных. Изучив микоризы фикомицетного типа у растений из различных систематических групп (у саговника — р. *Encephalartos*, у можжевельника и у видов рода *Acer*) и учитывая количество и тип арбускул, она пришла к выводу, что у древних представителей семенных растений взаимоотношения с грибным симбионтом менее уравновешены, чем у более молодых. У представителей молодых систематических групп она часто наблюдала полное отсутствие арбускул, внутриклеточное положение везикул и наличие ограниченного слоя переваривающих клеток.

Предположение Горбуновой о том, что у растений из молодых и прогрессивных групп взаимоотношения с симбионтом-грибом более уравновешены, еще недостаточно подтверждено. Например, при образовании фикомицетной микоризы у представителей сем. Сложноцветных, группы несомненно эволюционно молодой, часто развиваются арбускулы (Mc Dougall a. Glasgow, 1928; Thomas, 1943; Luchan, 1959). Однако мы считаем,

что присутствие арбускул, количество и их тип можно считать довольно верными показателями характера взаимоотношений гриба и высшего растения.

Галло (Gallaud, 1905) подразделяет эндотрофную везикулярно-арбускулярную микоризу на два типа в зависимости от характера расположения гиф в тканях корня: «Arum-тип» — гифы и везикулы гриба находятся в межклетниках, в клетках образуются только арбускулы, не локализованные в определенном слое: «Paris-тип» — гифы находятся в клетках, в определенных слоях расположены клубки гиф, везикулы и сложные арбускулы. У представителей Лилейных и Лютиковых Галло нашел оба этих типа микоризы. Мы наблюдали микоризу «Arum-типа» только у *Allium schoenoprasum*, а у всех остальных видов, просмотренных нами, — «Paris-тип».

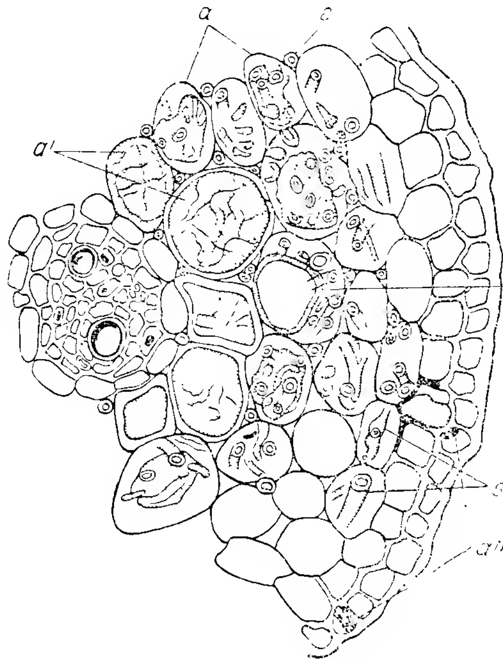


Рис. 7. *Trollius europaeus*, поперечный срез корня 2-го порядка. (Увел. 400).

а — комки переваренных гиф в клетках, «начальная» стадия; а' — «промежуточная» стадия; а' — «конечная» стадия; б — везикула в клетке; в — гифы в клетках; г — гифы в межклетниках.

Просмотренные нами виды, по квалификации Горбуновой, имеют устоявшиеся симбионтные отношения с грибом. Исключением является *A. schoenoprasum*, у которого переваривание гриба не ограничивается определенным слоем клеток, а наблюдается при проникновении гриба в любые клетки коры. Это указывает на то, что здесь отношения хозяина и гриба более обострены.

По классификации эндотрофной микоризы Бургефа (Burgeff, 1938, 1943), отражающей взаимоотношения симбионтов, микориза, образованная фикомицетами, подразделяется на тамнискофаговую (перевариваются арбускулы) и тамнисколипофаговую (перевариваются арбускулы и петли гиф). Микориза орхидных, образуемая грибом из рода *Rhizoctonia* с септированным мицелием, при наличии которой клубки гиф перевариваются лишь в определенных слоях клеток, выделена Бургефом в толипофаговый тип.

У обследованных нами растений микориза похожа на толипофаговый тип (по Бургефу), но на основании систематического положения гриба-симбионта ее следует отнести к фикомицетной микоризе. Во избежание возможной путаницы, этот тип лучше называть «фикомицетным толипофаговым», подчеркивая и систематическую принадлежность гриба, и характер взаимоотношений симбионтов.

Отсутствие грибного компонента, наблюдаемое у микотрофных растений в отдельных сообществах, указывает на факультативную микотрофность видов с фикомицетной микоризой. Непостоянная микотрофия часто наблюдается у видов с широкой экологической амплитудой, например у растений амфибойного характера, как *Caltha palustris*. Мы не нашли микоризы у *Ranunculus samojedorum*, произраставшего на сильно увлажненном песке. Микориза не развивается, вероятно, из-за неблагоприятных для гриба условий аэрации почвы (Сычева, 1952; Truszkowska, 1953; Крюгер, 1961).

Учитывая отмеченную факультативность микотрофии, интересно проследить зависимость между наличием микоризы и присутствием корневых волосков у растений рассматриваемых нами семейств. Так как при наличии эктотрофной микоризы гифы выполняют функцию корневых волосков, то при фикомицетном типе ее тоже можно ожидать замены волосков гифами гриба на микоризных окончаниях.

Несмотря на трудность подсчета, в ряде работ приводятся данные о количестве гиф, проникающих в корень при развитии фикомицетной микоризы у отдельных видов, относящихся к разным семействам. На 1 мм длины корня приходится в среднем от 1 до 21.1 вхождения гиф или от 0.6 до 16.9 вхождений на 1 кв. мм поверхности корня при заражении его через эпидермис (Yousef, 1946; Mosse, 1959; Nicolson, 1959).

Николсон считает возможным хотя бы частичную замену волосков гифами, но указывает на необходимость выяснить — в течение какого времени гриб проводит вещества в корень, и не извлекает ли он их когда-либо из растения при помощи этих гиф.

Используя данные польских ученых (Nespiak, 1953; Dominik i Nespiak, 1953; Dominik и др., 1954а, 1954б), мы подсчитали, что у представителей сем. Лилейных и Лютиковых наиболее распространено сочетание микоризы с волосками (50%), менее часто встречается микориза при отсутствии волосков (35%) и еще реже наблюдается развитие волосков и отсутствие микоризы (15%). Среди просмотренных нами тундровых растений 46% видов имеют одновременно микоризу и волоски, другие 46% видов микотрофны, но не имеют волосков, у одного вида (8%) не найдены ни микориза, ни волоски.

На основании этих сведений можно сделать вывод, что развитие микоризы не исключает присутствия волосков, а когда их нет гифы могут выполнять их функцию. Этот вопрос, однако, требует подробных исследований с применением радиоактивных изотопов, как это уже сделано при изучении эктотрофной микоризы.

Просматривая материал, собранный в разное время и находящийся в различных фенофазах, мы обнаружили у растений, находящихся на более поздних стадиях развития, усиление процесса переваривания гиф в клетках. Можно предположить, что начало переваривания гриба зависит от фенологического состояния растения, а не от времени года.

В заключение можно сделать следующие выводы. Из 13 просмотренных видов у 12 обнаружена эндотрофная микориза везикулярного типа, образованная фикомицетами. Один вид не имел микоризы, что объясняется неблагоприятными для развития грибного симбионта экологическими условиями. Многие виды факультативно микотрофны.

У большинства видов развивается толипофаговая форма микоризы, для которой характерно отсутствие арбускул и переваривание клубков гиф во внутренних слоях клеток мезодермы («Paris-тип», по Gallaud, 1905). Такое состояние гриба в тканях хозяина указывает на уравновешенность симбионтных отношений обоих компонентов. Более обостренные отношения наблюдались только у *Allium schoenoprasum*, у которого гифы перевариваются при проникновении в любые клетки мезодермы («Arum-тип», по Gallaud, 1905). В строении микоризы мы не нашли никаких особенностей, характеризующих ее как микоризу арктических растений.

Наличие корневых волосков на микоризных окончаниях и, с другой стороны, отсутствие волосков при развитии микоризы у половины исследованных видов указывает на возможность выполнения гифами микоризного гриба функций корневых волосков.

ЛИТЕРАТУРА

Горбунова Н. П. (1956). О взаимоотношении гриба и высшего растения в микоризах. Усп. совр. биолог., 42, 2. — Горбунова Н. П. (1957). О взаимоотношении гриба и высшего растения в эндотрофных микоризах везикулярного типа. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 29. — Крюгер Л. В. (1961). Эндотрофная микориза травянистых растений некоторых фитоценозов Центрального Предуралья. Бот. журн.,

5. — Стрелкова О. С. (1956). Микоризы растений тундры и лесотундры на Таймыре. Бот. журн., 8. — Сычева З. Ф. (1952). Типы микоризы и их распространение в различных растительных сообществах Карело-Финской ССР. Диссерт. БИН АН СССР, Л. — Тихомиров Б. А. и О. С. Стрелкова. (1954). Микориза растений Арктики. ДАН СССР, 97, 2. — Штеренберг П. М. (1951). Грибная флора корней полевых растений. Агробиолог., 4. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Asai T. (1934—1935). Über das Vorkommen und Bedeutung der Mykorrizen bei den Kulturpflanzen. Japan. Journ. of Bot., 7. — Burgeff H. (1938). Mycorhiza. Manual of Pteridology. — Burgeff H. (1943). Problematik der Mycorhiza. Die Naturwiss., 31, 47/48. — Burges A. (1936). On the significance of mycorrhiza. New Phytol., 35. — Dominik T. i A. Nespiak (1953). Badanie mykotrofizmu zespolow roslinnych krainy kosodrzewu w granitowych Tatrach. Acta Soc. Bot. Poloniae, 22, 4. — Dominik T., A. Nespiak, R. Pachlewski. (1954a). Badanie mykotrofizmu roslinnosci zespolow na skalkach wapiennych w Tatrach. Acta Soc. Bot. Poloniae, 23, 3. — Dominik T., A. Nespiak, R. Pachlewski. (1954б). Badanie mycotrofizmu zespolow roslinnych regla gornego w Tatrach. Acta Soc. Bot. Poloniae, 23, 3. — Gallaud I. (1905). Etudes sur les mycorhizes endotrophes. Rev. gener. bot., 27. — Hawker L. E., R. W. Harrison. V. O. Nicholls a. A. M. Ham. (1957). Studies on vesicular-arbuscular endophytes. I. A strain of *Pythium ultimum* Trow. in roots of *Allium ursinum* L. and other plants. Trans. Brit. mycol. Soc., 40. 3. — Hesselman H. (1900). Om Mykorrhizabildningar hos arktiska vaxter. Bihang K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., 26, 2. — Jessen K. (1911). The Structure and Biology of Arctic Flowering plants. *Ranunculaceae*. Meddelelser om Gronland. 36. 6. — Johnson A. (1949). Vesicular-arbuscular mycorrhiza in Sea Island cotton and other tropical plants. Trop. Agricult. Trinidad, 26.— Jones F. R. (1924). A mycorrhizal fungus in the roots of legumes and some other plants. Journ. Agric. Res., 29. — Luchan M. (1959). Neues zur Anatomie der Alpen Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 72, 7. — Mc Dougall. a. O. E. Glasgow. (1929). Mycorrhizas of the *Compositae*. Amer. Journ. of Bot., 16. — Mc Dougall W. B. a. C. Lichtag. (1928). Studies in a decideuous forest. III. Mycorrhizal relations. Bot. Gas., 86. — Mosse B. (1959). The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. Trans. Brit. mycol. Soc., 42, 3. — Nespiak A. (1953). Badanie mykotrofizmu roslinnosci alpejskiej ponad granica kosodrzewiny w granitowych Tatrach. Acta. Soc. Bot. Poloniae, 22, 1. — Nicolson T. H. (1959). Mycorrhiza in the *Gramineae*. I. Vesicular-arbuscular endophytes, with special reference to the external phase. Trans. Brit. mycol. Soc., 42, 4. — Samuel G. (1926). Notes on the distribution of mycorrhiza. Trans. Proc. Roy. Soc. South Austral., 50. — Schlicht A. (1889). Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorhizen. — Sievers E. (1953). Untersuchungen über die Mycorrhize von *Allium*- und *Solanum* Arten. Archiv für Microbiol., 18, 3. — Stahl E. (1900). Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jahrb. für Wiss. Bot., 34, 4. — Thomas W. D. (1943). Mycorrhizae associated with some Colorado Flora. Phytopathol., 33. — Truszkowska W. (1953). Mykotrofizm olesow Bialowieskiego Parku Narodowego i Domaszyna pod Wroclawiem, Acta Soc. Bot. Poloniae, 22, 4. — Yousef H. M. (1946). The mycorrhizas of *Iris germanica albicans* Lange and *Asparagus sprengeri* Regel. Proc. of the Egypt. Acad. of Sci., 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

ENDOTROPHIC MYCORRHIZA IN THE SPECIES OF *LILIACEAE* AND *RANUNCULACEAE* IN THE ARCTIC

By A. E. Katenin

SUMMARY

Endotrophic mycorrhiza formed by phycomycetes was found in twelve species out of thirteen collected in the environs of the town Vorkuta (Southern Tundra Zone). In one species, *Ranunculus samojedorum* Rupr. mycorrhiza has not been found. No peculiar features were found in the mycorrhiza of the twelve species that would permit to distinguish it from those of the non-arctic plants. Non-articulate mycelium is situated in the cells and intercellular ducts of the cortex of thin root tips; in the cells of the deep layers of the cortex the hyphae are digested. Vesiculae frequently develop on the ends of the hyphae; we never observed any arbusculae. In most plants studied the mycorrhiza may be characterized as a symbiosis with balanced interrelations between the symbionts.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 9

В. С. Родионов

ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *BETA* L.

С 3 рисунками

(Получено 3 III 1962)

Интенсивность фотосинтеза и дыхания листа является существенным условием накопления органического вещества, поэтому данные показатели издавна привлекали внимание исследователей.

В последнее время в качестве объекта исследований при постановке опытов по интенсивности фотосинтеза все чаще и чаще стали использовать родственные группы растений. Такое направление исследования вполне оправдано, так как в случае обнаружения существенных различий в интенсивности фотосинтеза у различных видов или сортов создались бы предпосылки для интенсификации этого процесса путем селекции, а это имело бы не только теоретическое, но и практическое значение.

Большинство авторов (Симонов. 1938; Федосеева, 1938; Васильева, 1956; Коссович, 1956, 1959; Bourdeau, 1958; Murata, Osada, 1958; Бузовер, 1959; Эйдельман и др., 1959; Силин, Фалькова, 1960; Евтушенко и др., 1961; Наабер, Захарьянц, 1961; и др.) на основе анализа своих экспериментальных данных отмечают существенную разницу в интенсивности фотосинтеза между видами, сортами, популяциями и линиями. Некоторые исследователи (Рубин, 1937; Coodoll, 1950; Ничипорович, 1950; Оканенко и Починок, 1959) высказали предположение о возможности существования таких различий. Однако в отдельных работах (Watson a. Witts, 1959; Беликов и др., 1961) не было найдено существенной разницы в интенсивности прироста сухого вещества или в интенсивности фотосинтеза у различных видов свеклы и пшеницы. По данным П. С. Беликова с сотрудниками, видовые различия в интенсивности фотосинтеза у пшеницы проявились только в крайних условиях (засуха).

Интенсивность фотосинтеза у рода *Beta* L. изучена мало и наблюдения проводились преимущественно на сахарной свекле. Е. Ф. Вотчал (1938), Г. А. Евтушенко и др. (1961) и другие отметили различную интенсивность фотосинтеза у разных сортов сахарной свеклы. Уотсон (Watson, 1947) нашел более высокий прирост сухого вещества на единицу листовой площади у сахарной свеклы по сравнению с листовой (мангольдом). Бейзель (Beysel, 1957) выделил тетраплоидные формы сахарной свеклы сорта 'Полибета', характеризующиеся повышенной энергией фотосинтеза и дыхания по сравнению с три- и диплоидными формами того же самого сорта. Однако на двух вновь колхицинированных сортах такая закономерность не подтвердилась. Уотсон и Уитс (Watson a. Witts, 1959) не нашли существенной разницы в приросте сухого вещества у сахарного сорта 'Кляйнванцлебенер E' и приморской свеклы, что, по-видимому, связано с малым весом корнеплодов у первой (182 г сухого вещества на 1 м^2 поверхности почвы на 7 растений).

В настоящей работе, проведенной под руководством В. И. Разумова в Пушкинских лабораториях Всесоюзного института растениеводства (ВИР'а), сделана попытка сравнить интенсивность фотосинтеза и дыхания некоторых видов и сортов свеклы первого и второго года жизни в течение вегетации.

Материал и методы

Для исследования из коллекции ВИР'а были взяты следующие образцы (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Исследованные образцы *Beta* L.

Коллекционный номер ВИР'а	Вид, разновидность, сорт и форма	Происхождение семян
424[1]	*B. vulgaris* L. ssp. *europaea* var. *alba* DC. var. *saccharifera* Alef. — сахарная 'Белоцерковская односемянная'	Белоцерковская селекционная станция.
720[1]	Тот же вид — сахарная 'Beta K 91'	Венгрия.
364[1]	Тот же вид — сахарная 'ВНИИСН 1'	Армения.
309[1]	Тот же вид — сахарная триплоидная[2]	Пушкинские лаборатории ВИР'а.
309[1]	Тот же вид — сахарная тетраплоидная (Kuhn P)	Голландия.
К 1033	*B. vulgaris* L. ssp. *europaea* var. *aurantia* Kras. — кормовая 'Северная оранжевая'	Совхоз «Детскосельский» Ленинградской обл.
18	*B. vulgaris* L. ssp. *europaea* var. *atrorubra* Kras. — столовая 'Пушкинская плоская'	Пушкинские лаборатории ВИР'а.
1286	*B. vulgaris* L. ssp. *asiatica* var. *subatrorubra* Kras. — переднеазиатская 'Эльбрусская зимняя'[3]	Орджоникидзе.
396[1]	*B. vulgaris* L. ssp. *europaea* var. *virescens* Kras. — 'Полусахарная белая'	Голландия.
1368	*B. maritima* L. ssp. *danica* Kras. — приморская, подвид скандинавский, или дикая северная	Англия, Кэмбриджский ботанический сад.
К 32	*B. cicla* L. ssp. *occidentali europaea* var. *argenteus* Kras. — Швейцарский мангольд[4]	Голландия.
643	*B. orientalis* Roth. — восточная[5]	Индия.
791[1]	*B. patellaris* Moq. — чашевидная[5]	США.

Таким образом, исследованием были охвачены двулетние и однолетние, сахарные, столовые и кормовые виды, культурные и дикие формы и т. д. Подробное описание изученных образцов дано в монографии В. Т. Красочкина (1960), а также в статьях В. А. Трепшеля (1927), В. П. Зосимовича (1939а, 1939б), Мике (Micke, 1957) и др. Пользуясь случаем, автор благодарит В. Т. Красочкина за ценные указания при подборе образцов.

Изучение поглощения $C^{14}O_2$ проводилось на отрезанных листьях или верхней трети листа четвертого яруса (верхнего или внутреннего) в токе радиоактивной углекислоты по методике, описанной О. В. Заленским с сотрудниками (1955), при удельной радиоактивности 0.5 mC на 1 л CO_2 концентрации CO_2 0.3—1.0% и освещенности 22—31 тысяча люксов. Такая освещенность достигалась с помощью пяти 500-ваттных зеркальных ламп накаливания с водяным фильтром.

Температура при определении фотосинтеза держалась в пределах 20±2°, при этом температура листьев была на 6—9° выше. Скорость тока CO_2 составляла около 70 л/час. Экспозиция в камере равнялась 20 минутам. Время взятия проб 10±0.5 часов утра. Дыхание определялось в хлор-кальциевых колонках (Феофанова, 1957) баритным методом при

[1] Коллекционный номер временный.

[2] Эта форма получена путем естественного опыления ди- и тетраплоидной формы сахарной свеклы.

[3] Полукультурный вид, близкий к столовой свекле.

[4] Листовая свекла.

[5] На длинном дне развивались, как однолетние виды.

температуре 20±2°. Повторность при определении фотосинтеза была 2—4-кратной, а дыхания — 2—3-кратной.

Посев в 1960 г. был проведен 5 июня, всходы появились 12 июня. (Исключение составлял 'Швейцарский мангольд', который был высеян 15 мая, а всходы его появились 29 мая). В 1961 г. образцы высеяны 1 июня, всходы появились 5 июня. Площадь питания составляла 20×30 см.

Условия для роста корнеплодов в 1960 г. были более благоприятными, чем в 1961 г. Корнеплоды свеклы второго года жизни были высажены в вегетационные сосуды 27 апреля 1961 г.

Результаты исследования

Интенсивность фотосинтеза в связи с эволюцией сахарной свеклы

Один из основных вопросов, поставленных в настоящей работе, который мы пытались частично разрешить — это влияние происхождения и дальнейшей эволюции сахарной свеклы на интенсивность ее фотосинтеза. Хотя форм, из которых непосредственно произошла сахарная свекла, до настоящего времени не сохранилось, тем не менее широко распространено мнение, что исходным материалом для выведения сахарной свеклы послужили примитивные кормовые сорта, близкие к современным мангольдам (Красочкин, 1960) или гибриды мангольдов и кормовых сортов — *B. cicla*×*B. esculenta* (Савицкий, 1938; Зосимович, 1939б; Красочкин, 1960, и др.). Вполне вероятно участие в ее формировании и дикого высокосахаристого двухлетнего вида *B. maritima* L. (Савицкий, 1938; Зосимович, 1939б; Bell, 1948; Красочкин, 1960, и др.). Отбор происходил по величине корнеплода и сахаристости, поэтому представляет интерес сравнить указанные виды с бескорнеплодными видами; среди них взяты: *B. orientalis* Roth. и *B. patellaris* Moq. Эти виды в условиях длинного дня развиваются как однолетние культуры, образуя на 60—90-й день семена. Вместо корнеплода у них развивается сухой деревянистый стержневой корень.

При анализе результатов прежде всего следует отметить сильное падение интенсивности фотосинтеза в течение вегетационного периода (рис. 1, 2, табл. 3), которое наблюдалось у всех видов свеклы первого года жизни. Поглощение $C^{14}O_2$ в сентябре—октябре в отдельных случаях было в 16—29 раз ниже, чем в июне, что, по-видимому, связано с влиянием пониженных температур и возрастными изменениями листа. Ту или иную степень падения интенсивности фотосинтеза с возрастом у сахарной свеклы отмечали и другие исследователи (Watson, 1947; Макаров, 1950; Gaastra, 1958; Oshima, 1958; и др.).

Снижение прироста сухого вещества у молодых растений сахарной свеклы недавно отмечено в опытах, проведенных в контролируемых условиях (Thorne, 1960).

Сравнение сезонной динамики поглощения $C^{14}O_2$ у сахарной 'Белоцерковской односемянной', приморской и восточной свеклы (рис. 1), а также у сахарной 'ВНИИСН 1' и листовой 'Швейцарского мангольда' (рис. 2) показало, что наиболее резко различия в интенсивности этого процесса проявляются в августе, т. е. в период максимального роста корнеплода. Тот факт, что подъем интенсивности ассимиляции в этот период был четко выражен только у корнеплодных форм и отсутствовал или был слабее выражен у листовой и однолетних форм (рис. 1, 2, табл. 2 и 3), дает возможность предположить, что это явление связано главным образом с быстрым освобождением листа от продуктов фотосинтеза и оттоком ассимилятов в корнеплод.

Предварительные наблюдения над оттоком C^{14} из листа четвертого яруса (брались высечки) 129-дневных растений показали следующее:

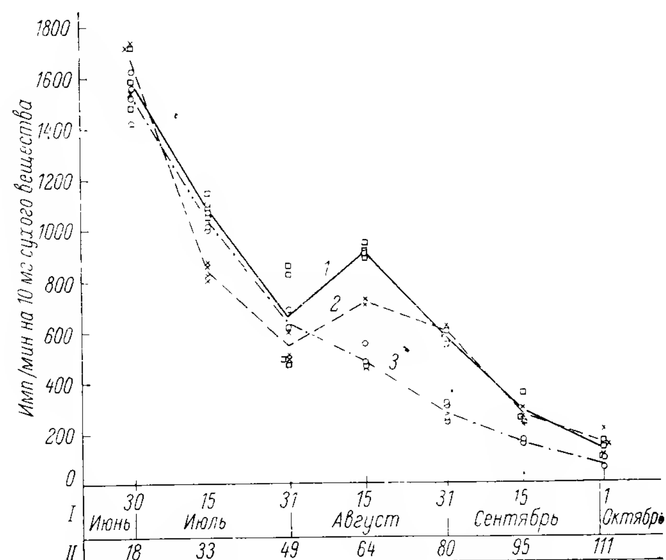


Рис. 1. Интенсивность ассимиляции $C^{14}O_2$ различными видами свеклы на первом году жизни в течение вегетационного периода 1960 г.

1 — сахарная 'Белоцерковская односемянная'; *2* — приморская; *3* — восточная. *I* — даты взятия проб: *II* — число дней от появления всходов.

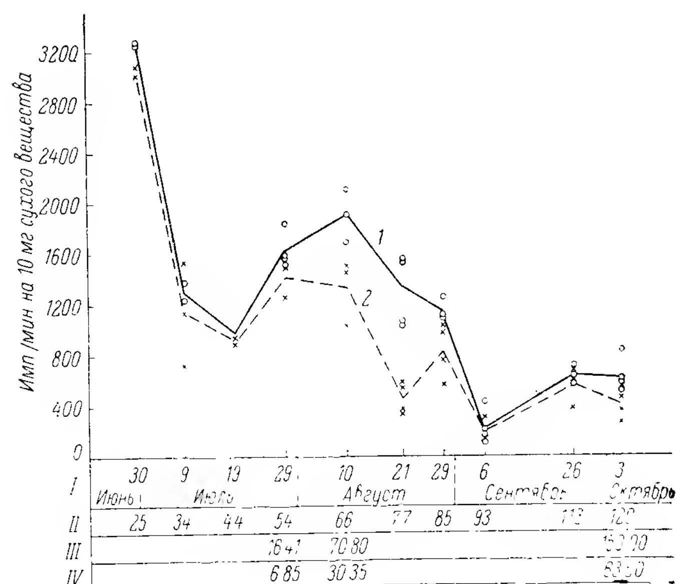


Рис. 2. Интенсивность ассимиляции $C^{14}O_2$ различными видами свеклы на первом году жизни в течение вегетационного периода 1961 г. в зависимости от роста корнеплодов.

1 — сахарная 'ВНИИСП 1'; *2* — 'Швейцарский мангольд'. *I* — даты взятия проб; *II* — число дней после появления всходов; *III* — сырой вес одного корнеплода 'ВНИИСП 1'; *IV* — то же у 'Швейцарского мангольда'.

ТАБЛИЦА 2

Связь между величиной поглощения $C^{14}O_2$ (15 VIII 1960) и количеством сухих веществ в корнеплоде (на 1 X 1960)

Образец	Средний сырой вес одного корнеплода (в г)	Процент сухих веществ	Средний сухой вес одного корнеплода (в г)	Имп. мин. на 10 мг сухого вещества	Выраженность подъема фотосинтеза
Сахарная 'Белоцерковская односемянная'	414	24.32	100.7	909	Наиболее четкая.
Кормовая 'Северная оранжевая'	634	7.05	44.7	789	Четкая.
Столовая 'Пушкинская плоская'	494	12.25	60.5	834	»
Приморская	275	24.15	66.4	714	»
'Швейцарский мангольд'	159	22.45	35.7	351	Падение.
Восточная	16.5	21.60	3.6	480	»

через 41—46 часов после введения $C^{14}O_2$ высокая активность у Швейцарского мангольда обнаружена в черешке на расстоянии примерно 5—10 см от основания листа, в который вводилась меченая углекислота. У корнеплодных же образцов (сахарная, кормовая и столовая) свеклы количество C^{14} в черешке и листе, в который вводилась радиоактивная углекислота, было очень мало.

Этот опыт подтверждает предположение о повышенном оттоке ассимилятов у корнеплодных форм во вторую половину вегетации.

ТАБЛИЦА 3

Динамика поглощения $C^{14}O_2$ у некоторых представителей рода *Beta* L. в течение вегетации 1961 г. (имп./мин. на 10 мг сухого вещества за 20 мин.)

Образец	Дата определения: 30 VI	9 VII	29 VII	10 VIII	21 VIII	29 VIII	6 IX	26 IX	3 X	Сумма за сезон	В среднем за сезон
Сахарная 'Белоцерковская односемянная'	3596	1354	1629	1881	1144	1008	227	682	450	11971	1330
Сахарная 'Beta K 91'	3164	1223	1334	1498	1035	982	111	724	529	10600	1178
Сахарная 'ВНИИСП 1'	3245	1298	1622	1898	1341	1147	225	626	597	11999	1333
Сахарная триплоидная	3453	1469	1594	2053	1250	1156	193	663	607	12438	1382
Сахарная тетраплоидная	3409	1152	1654	2168	104	1317	290	696	564	12299	1367
Кормовая 'Северная оранжевая'	3566	1556	1162	1819	1267	1081	256	692	553	11952	1328
Столовая 'Пушкинская плоская'	3526	1286	1264	1682	1382	1162	296	623	629	11850	1317
Столовая 'Эльбрусская зимняя'	3300	1203	1634	1611	1016	981	215	636	614	11210	1246
'Полусахарная белая'	3459	1227	1165	1815	1080	908	196	650	440	10940	1216
Дикая северная	3965	1164	1061	1810	1277	1047	191	603	568	11766	1307
'Швейцарский мангольд'	3040	1127	1414	1324	458	828	190	542	403	9326	1039
Восточная	3332	1522	1304	1529	803	799	164	554	445	10452	1161
Чашевидная	3010	1285	1068	1560	1172	862	90	413	393	9853	1095

В 1961 г., наряду с определением интенсивности фотосинтеза производились периодические измерения прироста корнеплодов и накопление

сахаров (по рефрактометру). Было отмечено, что наибольший прирост корнеплода в данных условиях начинается примерно с 50—55-го дня после появления всходов, т. е. в конце июля—начале августа. В это же время наблюдаются наибольшие сортовые различия в интенсивности фотосинтеза у сахарной свеклы и мангольда (рис. 2).

Таким образом, на основании приведенных данных можно предположить, что эволюция свеклы в сторону увеличения ее сахаристости определенным образом изменила энергию фотосинтеза: у растений сахарной свеклы интенсивность фотосинтеза повысилась преимущественно в период наибольшего нарастания корнеплодов и накопления в них сахаров; это повышение связано с ускорением оттока ассимилятов в корнеплод.

Наши исследования не подтвердили на свекле широко распространенного мнения, сложившегося в результате изучения фотосинтеза других культур (Симонов, 1938; Силин, Фалькова, 1960, и др.), о повышенном фотосинтезе у скороспелых сортов в первый период вегетации. Короткостадийные однолетние виды свеклы, развивающиеся на длинном дне примерно в 2—3 раза быстрее, чем позднеспелые двулетние, в первую треть вегетации имели примерно такую же или даже более низкую энергию фотосинтеза. (Рис. 1, табл. 3). Видимо, связь между интенсивностью фотосинтеза и скороспелостью ввиду наличия специфических особенностей у различных растений значительно сложнее, чем предполагалось раньше. Вполне вероятно, что расхождение наших данных с данными других авторов связано с отсутствием усиления ростовых процессов при ускоренном развитии однолетних форм свеклы по сравнению с двулетними, в то время как у других культур скороспелость тесно связана с более интенсивными ростовыми процессами в первую половину вегетации.

Видовые и сортовые различия в интенсивности поглощения $C^{14}O_2$

Сравнение интенсивности поглощения $C^{14}O_2$ у различных видов свеклы в течение вегетации 1960 и 1961 гг. (рис. 1, табл. 3) показало, что в «среднем за сезон» наиболее высокая ассимиляция наблюдается у некоторых сортов сахарной свеклы и наименьшая — у 'Швейцарского мангольда' и однолетних форм (чашевидной и восточной). Максимальная разница между самой высокой «среднесезонной» величиной поглощения $C^{14}O_2$ (сахарная триплоидная) и самой низкой ('Швейцарский мангольд') в 1961 г. составила 33%. За «среднесезонное» поглощение $C^{14}O_2$ условно принято среднее арифметическое, полученное при делении суммы величин поглощения $C^{14}O_2$ за все сроки наблюдения (выраженной в имп./мин. на 10 мг сухого вещества за 20 минут) на количество определений.

Виды и сорта кормовой, столовой, дикой северной и полусахарной свеклы по «среднесезонной» интенсивности фотосинтеза отличались друг от друга значительно меньше, чем от сахарной свеклы и особенно мангольда. В целом за два года наблюдений различные сорта сахарной свеклы (за исключением сорта 'Beta K 91') энергичнее поглощали меченую углекислоту, чем кормовая (на 0.2—18.2%), столовая (на 1.0—17.6%) и приморская (на 1.8—9.0%) свекла. Энергия поглощения $C^{14}O_2$ у полусахарной свеклы (по данным 1961 г.) также была несколько ниже, чем у сахарной свеклы (на 9.4—13.8%).

Среди образцов сахарной свеклы три- и тетраплоидная формы показали тенденцию к повышенному поглощению $C^{14}O_2$. Однако это превышение в нашем опыте не выходит за пределы ошибки определения.

Сорт же сахарной свеклы 'Beta K 91' (из Венгрии) имел более низкую энергию фотосинтеза, причем это различие оказалось вполне достоверным, как показала математическая обработка данных.

Из сопоставления динамики поглощения $C^{14}O_2$ в течение вегетации у различных образцов свеклы (рис. 1 и табл. 3) видно, что наибольшие сортовые и видовые различия в интенсивности фотосинтеза наблюдаются

в конце июля—начале августа, т. е. в период максимального роста корнеплодов и накопления сахаров. Однако у ряда образцов различия в поглощении $C^{14}O_2$ заметны и в более ранний период. Так, например, еще в молодом возрасте интенсивность фотосинтеза у 'Швейцарского мангольда' и чашевидной свеклы несколько ниже, чем у других образцов. В то же время восточная свекла в первую треть вегетации почти не отличается от корнеплодных видов и начинает уступать им лишь позже.

Наши рекогносцировочные наблюдения над интенсивностью поглощения $C^{14}O_2$ у свеклы второго года жизни (рис. 3) показали, что сезонные кривые в это время имеют несколько иной характер и максимальная интенсивность ассимиляции в 4—6 раз ниже, чем у тех же образцов первого года жизни.

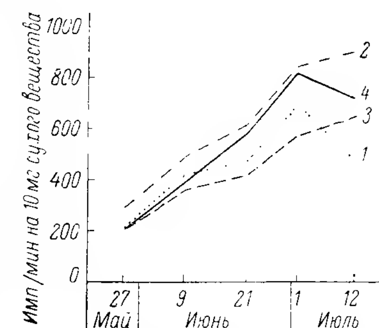


Рис. 3. Интенсивность ассимиляции $C^{14}O_2$ у различных видов свеклы на втором году жизни в течение вегетационного периода 1961 г.

1 — 'Северная оранжевая'; *2* — 'Пушкинская плоская'; *3* — 'Швейцарский мангольд'; *4* — сахарная 'Белоцерковская односемянная'. *По оси абсцисс* — даты взятия проб.

Интенсивность дыхания

Устойчивая пониженная «среднесезонная» интенсивность темнового дыхания наблюдалась у восточной и дикой северной свеклы в течение двух лет опытов (табл. 4). У других видов результаты по годам оказались менее четкими. При расчете на сухой вес видна общая тенденция увеличения дыхания — от сахарной свеклы к кормовой и 'Швейцарскому мангольду'. Дыхание же, отнесенное к 1 г сырого веса, в среднем за два года было наибольшим у 'Швейцарского мангольда', сахарной и кормовой свеклы. Различное положение сахарной и кормовой свеклы при расчетах на сухой и сырой вес частично связано с различным содержанием сухих веществ в их листьях. У сахарной свеклы увеличение сухих веществ с возрастом идет быстрее, чем у кормовой. В наших наблюдениях отмечено снижение дыхания с возрастом. При анализе табл. 4 следует учитывать, что при определении дыхания в хлор-кальциевых колонках получаются не абсолютные, а относительные величины, так как не весь выделенный CO_2 поглощается раствором $Ba(OH)_2$.

ТАБЛИЦА 4

Относительная «среднесезонная» интенсивность дыхания у различных образцов свеклы (в мг CO_2 г/час)

Вид и сорт	1960 г.			1961 г.			Среднее	
	количество измерений	на сухой вес	на сырой вес	количество измерений	на сухой вес	на сырой вес	на сухой вес	на сырой вес
Сахарная 'Белоцерковская односемянная'	17	2.31	0.24	24	1.80	0.19	2.06	0.22
Кормовая 'Северная оранжевая'	16	2.99	0.22	22	1.54	0.16	2.26	0.19
Столовая 'Пушкинская плоская'	18	2.61	0.22	22	1.65	0.14	2.13	0.18
Приморская	17	2.34	0.20	22	1.25	0.14	1.80	0.17
'Швейцарский мангольд'	17	3.02	0.26	26	1.59	0.16	2.30	0.21
Восточная	17	2.02	0.17	25	1.42	0.08	1.72	0.12

Выводы

1. Исследования показали, что листья (четвертого яруса) четырех сортов сахарной свеклы в «среднем за сезон» и особенно в период интенсивного роста корнеплода и накопления сахаров, энергичнее поглощали $C^{14}O_2$. чем листья других видов и сортов свеклы. На основании этого мы предполагаем, что создание человеком сахарной свеклы и улучшение качеств ее корнеплода было связано с повышением интенсивности фотосинтеза; последнее, по-видимому, объясняется ускорением оттока ассимилятов в корнеплод.

2. Из всех изученных видов и сортов наибольшая разница в величине поглощения $C^{14}O_2$ («в среднем за сезон») отмечена между образцами сахарной свеклы, с одной стороны, и 'Швейцарским мангольдом' и однолетними видами свеклы (восточной и чашевидной) — с другой.

3. У всех образцов свеклы с увеличением возраста отмечено снижение интенсивности фотосинтеза.

4. Данные предварительных опытов показывают, что сезонные кривые интенсивности фотосинтеза у свеклы второго года жизни несколько иные. чем на первом году жизни, а максимальные величины интенсивности фотосинтеза в двулетнем возрасте понижены в 4—6 раз.

5. Наименьшую интенсивность дыхания в «среднем за сезон» (в пересчете на сухой и сырой вес) показали образцы восточной и приморской свеклы. Наоборот, листовая свекла 'Швейцарский мангольд' проявила тенденцию к повышенному выделению CO_2.

ЛИТЕРАТУРА

Беликов П. С., М. В. Моторина, Е. Б. Куркова. (1961). Интенсивность фотосинтеза у различных видов рода *Triticum*. Изв. Тимирязевск. с.-х. акад., 5 (42). — Бузовер Ф. Я. (1959). Количество хлорофилла и интенсивность фотосинтеза у кортофеля. В кн.: Проблемы фотосинтеза. — Васильева З. В. (1956). Фотосинтез некоторых сортов винограда в условиях Московской области. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 24. — Вотчал Е. Ф. (1938). Физиология производственных свойств свеклы. (Урожайность в условиях засухи, засухоустойчивость и устойчивость высоты урожаев). Научн. зап. по сахарн. пром. Всесоюзн. н.-и. инст. сахарн. пром., 3—4. — Евтушенко Г. А., Л. А. Шпота, Е. С. Шкаф. (1961). Фотосинтез и дыхание у сахарной свеклы в условиях полива в зависимости от густоты стояния растений. Физиолог. раст., 8, 1. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Зосимович В. П. (1939а). Эколого-географическая характеристика диких видов свеклы (*Beta* L.) ДАН СССР, XXIV, 1. — Зосимович В. П. (1939б). Эволюция культурной свеклы. ДАН СССР, XXIV, 1. — Коссович Н. Л. (1956). Фотосинтез и дыхание некоторых видов ив. В кн.: «Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». — Коссович Н. Л. (1959). О фотосинтезе и дыхании различных видов некоторых родов древесных растений и о соотношении этих процессов как показателей роста и урожайности. — В кн.: Проблемы фотосинтеза. — Красочкин В. Т. (1960). Свекла. — Макаров Б. Н. (1950). Суточный ход фотосинтеза и дыхания у сахарной свеклы в течение вегетационного периода. ДАН СССР, 72, 1. — Наабер Л. Х. и И. Л. Захарьянц. (1961). Фотосинтетическая способность растений в южных Кзыл-Кумах. Бот. журн., 8. — Ничипорович А. А. (1950). Основные проблемы фотосинтеза. В кн.: Проблемы ботаники, 1. — Окаленко А. С., Х. М. Починок. (1959). Шляхи підвищення інтенсивності фотосинтезу. Наука праці. Укр. наук. досл. инст. фізіолог. рослин, 18. — Рубин Б. (1937). Направленность действия ферментов как основа сортовых различий у культурных растений. Изв. АН СССР, сер. матем. и естеств. наук, VI. — Савицкий В. Ф. (1938). Гибриды свеклы с мангольдами и проблема синтеза сахарной свеклы. Изв. АН СССР, сер. биолог., 3. — Силин А. Г., Т. В. Фалькова. (1960). Динамика фотосинтеза у кукурузы различных сортов. Физиолог. раст., 7, 5. — Симонов И. Н. (1938). Фотосинтез различных сортов яблони в однолетнем возрасте. Докл. ВАСХНИЛ, 15—16. — Трепшель В. А. (1927) Обзор видов рода *Beta*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XVII, 2. — Федосеева М. П. (1938). Изучение процесса ассимиляции сортов яровой пшеницы в связи с почвенной засухой. Зап. Пушкинск. с.-х. инст., 8. — Феофанова Н. Д. (1957). Влияние места репродукции на некоторые физиологические признаки семян и зеленых растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXX, 3. —

Эйдельман З. М., А. И. Литвиненко, Н. Г. Шестоползова. (1959). Физиологическое исследование явления гетерозиса у кукурузы. Тр. бот. инст. АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 13. — Beysel D. (1957). Assimilations- und Atmungsmessungen an diploiden und polyploiden Zuckerrüben. Der Züchter. 27, 6. — Bell C. D. H. (1948). Cultivated Plants of the Farm Cambridge University Press. — Bourdeau P. T. (1958). Photosynthetic and Respiratory Rates in Leaves of Mall and Femal Quaking Aspens. Forest Sci., 4, 4. — Coodoll D. W. (1950). Growth Analysis of Cacao Seedlings. Ann. Bot. N. S., XIV, 54. — Gaastra P. (1958). Light energy Conversion in Field Crops in Comparison with the photosinthetic Effeciency under laboratory Conditions. Meded Landbonwhegeschool Wagenigen, 58, 4. — Micke J. (1957). Versuch einer morphologisch-sistematischen Gliederung der *Beta vulgaris* L. Der Zuchter, 27, 5. — Murata Y., A. Osada. (1958). Изучение фотосинтеза растений риса. X. фотосинтетическая характеристика и накопление сухого вещества растениями риса разных сортов. Proc. Crop. Sci. soc. Japan, 27, 1 (цитир. по рефер. журн. Биология [1960] 3, 10 022). — Oshima E. (1958). Изучение фотосинтеза растений сахарной свеклы. I. Изменение фотосинтетической активности в полевых условиях. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 1 (цитир. по рефер. журн. Биология [1960] 6. 24 599). — Thorne C. (1960). Variations with Age in Net Assimilation Rate and other Growth Attributes of Sugar Beet, Potato, Barley in a controlled Environment. Ann. Bot. N. S., XXIV, 95. — Watson D. J. (1947). Comparative physiological Studies on the Growth of Field Crops. Ann. Bot. N. S., XI, 41. — Watson D. J. a. K. J. Witts. (1959). The Net Assimilation Rates of Wild and Cultivated Beets. Ann. Bot. N. S., XXIII, 91.

Всесоюзный институт
растениеводства,
Ленинград.

THE RATE OF PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION IN SOME SPECIES OF *BETA* L.

By V. S. Rodionov

SUMMARY

A comparative study has been carried out of the rate of $C^{14}O_2$ assimilation in the detached leaves or in the upper third of the leaf of the fourth layer of leaves. The leaves were taken from 13 specimens belonging to 5 species of *Beta* L.

The greatest absorption of $C^{14}O_2$ was observed in four specimens of sugar-beet. Leaf beet (*B. cicla* Moq.), variety 'Swiss Mangold' and two annual species, *B. orientalis* Roth and *B. pattelaris* Moq., have shown the lowest rate of photosynthesis. The fall of the photosynthetic rate with age was observed in all the specimens.

The author assumes that the creation of the sugar-beet by man and the improvement of the qualities of its rhizocarp involved a certain rise in the rate of photosynthesis.

The data are given on the different values of the respiration rate in some biennial species of *Beta*.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 9

Е. А. Дороганевская

О ЗАМЕЩАЮЩИХ ВИДАХ ГЕРАНИ В БАССЕЙНЕ Р. ЧОН-КЫЗЫЛ-СУ

С 1 рисунком

(Получено 27 XI 1961)

К числу растений, которые можно встретить во всех поясах Тянь-Шаня от подгорной равнины до альпийских лугов, принадлежат герани. Здесь они представлены значительным количеством видов. Среди них наиболее распространены герань холмовая (*Geranium collinum* Steph.) и замещающий ее вид — герань скальная (*G. saxatile* Kar. et Kir.). Ареал герани холмовой простирается от Западной Европы до Кашгарии. Обитает она на равнинах и предгорьях. Герань скальная, описанная для Средней Азии и Алтая, встречается от предгорий до ледников. Оба вида герани — луговые растения. На Тянь-Шане они нередко занимают большие пространства, входя в состав таких ландшафтных растительных группировок, как манжетково-гераниевые луга. В различных описаниях тяньшанской растительности эти виды не всегда разделяются, и указанные видовые названия применяются недостаточно определенно и однозначно (Рожевиц, 1912; Михельсон, 1913; Советкина, 1930; Рубцов, 1954; Шарашова, 1955; Афанасьев, 1956, и др.).

Это вызвано особенностями, заложенными в самой природе *Geranium collinum* s. l., а именно тем, что в Центральной и Средней Азии она представляет собою «еще не вполне сформировавшийся цикл форм, связанных многочисленными переходами» (Бобров, 1949). Отсюда — чрезвычайная изменчивость этого растения, которая уже давно привлекала внимание исследователей нашей флоры. Но занимались им преимущественно систематики, экология же его мало выяснена и еще меньше изучался химический состав. Поэтому исследование этой герани представляет интерес во многих отношениях.

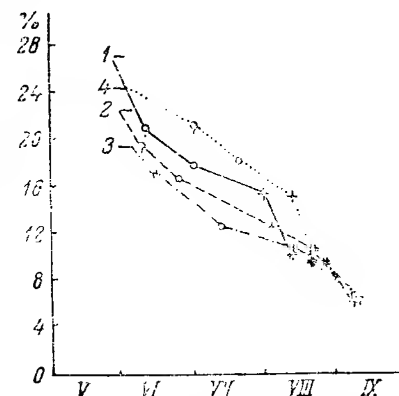
Наша работа с указанными видами герани проводилась в 1951—1955 гг. в бассейне р. Чон-Кызыл-Су, стекающей в оз. Иссык-Куль по северному склону хребта Терскей-Алатау. Природные условия этого района с исчерпывающей полнотой описаны сотрудниками Тяньшанской физико-географической станции, что позволяет здесь ограничиться ссылками на эти источники (Соболев, 1953, 1959, и др.).

Растения собирались в следующих местообитаниях: герань холмовая — на подгорной равнине в садах с. Покровки (высота над ур. м. 1750 м), на участке луговой степи в предгорьях, в долине р. Б. Каинды (2000 м); герань скальная — в усадьбе Тяньшанской физико-географической станции на долинном лугу (2630 м) и склоновом лугу (2700 м) долины р. Чон-Кызыл-Су, на участке высокогорной степи (3000 м), на альпийском лугу (3250 м) возле ледника Кашкатер в долине р. Кара-Баткак.

В каждом местообитании сборы производились в начале последовательных фаз развития герани (вегетация, бутонизация, цветение, плодоношение, рассыпание семян, отмирание). Пробы составлялись из верхних частей растений. Вследствие более позднего начала вегетационного периода в вышележащих поясах сборы по фазам в них были сдвинуты на более поздние календарные сроки.

Наши наблюдения показали, что варьирование внешних признаков и других особенностей у различных экземпляров герани возникает не хаотично, а подчинено определенным закономерностям. У обоих видов ясно выделяются теневые и луговые формы, у которых наблюдались морфологические, фенологические и экологические различия (табл. 1). Насколько отчетливо эти формы герани скальной разграничены экологически, видно из следующего. При совместном их обитании, например в спускающихся по склону ложбинах, луговая форма занимает дно, теневая же располагается по их скатам; на зарастающих осыпях первая в заметно большем количестве находится на северной покатости, вторая — преимущественно на южной. Первая предпочитает мощные и влажные почвы, вторая мирится и с худшими почвенными условиями, произрастая, например, на более тонких слоях темной почвы между камнями. В этом отношении она менее требовательна и по сравнению с геранью холмовой.

Особенности различных форм герани скальной приводят к тому, что каждая из них создает свой собственный микроклимат. В кустах той и другой мы определяли температуру и влажность с помощью психрометра Ассмана. Даже при близком соседстве, в куртинах герани луговой более прохладно и влажно по сравнению с условиями в кустиках герани теневой.



Содержание протеина (в %) в надземной массе герани скальной в различных местообитаниях (среднее за 1951—1955 гг.).

1 — лесо-луго-степной пояс, долинный луг; 2 — лесо-луго-степной пояс, склоновый луг; *3* — высокогорная лугостепь; *4* — альпийский луг. *По оси абсцисс* — месяцы. — — вегетация; ♀ — бутонизация; ○ — цветение; + — плодоношение; ≠ — рассыпание семян; ⊥ — отмирание.

Различие между растущими в разных местах экземплярами рассматриваемых видов герани проявляется также в длине стебля. В условиях хорошего освещения открытых местообитаний стебель короче. В местообитаниях затененных он удлиняется, видимо, потому, что растения тянутся к свету.[1]

Как оказалось, различия между экологическими формами обоих видов герани распространяются и на внутренние процессы. Так, при сопоставлении оводненности тканей в различных частях срезанных в одно и то же время растений выяснилось, что содержание влаги в тканях герани теневой всегда было меньше, а содержание сухого вещества соответственно больше, чем у герани луговой.

Цикл развития герани скальной протекает быстрее в более сухих местообитаниях — на склоновом лугу и в высокогорной лугостепи. Особенно отчетливо это проявилось в наиболее жаркий 1953 г., когда герань раньше всего начала отмирать на последнем участке.

Определения химического состава изученных гераней производилось до того, как был сделан вывод о существовании у них экологических форм. Видовые различия между геранями холмовой и скальной по этому признаку не выражены. Они укладываются в те же рамки, что и высотные изменения химического состава у растений одного вида. Содержание протеина в геранях подгорной равнины ниже, чем в геранях верхних поясов. Содер-

[1] В связи с этим надо отметить, что растение, которое мы рассматривали как герань скальную теневую (*Geranium saxatile* Kar. et Kir.), не вполне идентично с описанным под этим названием во «Флоре СССР». Там этот вид описывается, как бесстебельный или с коротким стеблем (5—7 см), мы же находили экземпляры теневой формы герани скальной высотою до 80 см, и даже стебли длиною менее 30 см встречали редко. К бесстебельным формам могут быть отнесены лишь прибрежные ее представители, обитающие на лугах предгорий и лесного пояса.

ТАБЛИЦА 1

Внешние признаки различных форм *Geranium collinum* s. l.

Форма	Местообитание	Окраска венчика	Цвет чашелистиков	Форма венчика	Форма лепестков	Длина цветоножек	Форма листьев	Стебель	Сроки цветения
G. collinum Steph. — герань холмовая теневая.[1]	Прибрежные кустарники и сады в степной полосе подгорной равнины и предгорий.	Сиреневая с темными жилками.	Зеленый.	Плосковогнутый, лепестки соприкасаются в нижней их половине.	Обратнояйцевидная с круглым верхним краем.	Короткие.	Пластинка глубоко рассеченная на ромбовидные доли; зубчики притупленные, образованные выпуклоокругленными сторонами.	Хорошо развит.	С конца мая — начала июня, все лето.
G. collinum Steph. — герань холмовая, луговая.[2]	Открытые прибрежные луга в степной полосе.	Сиреневая, иногда белая, розоватая, голубоватая, жилки большей частью темные.	Зеленый, иногда буроватый.	То же.	То же.	Длинные.	Пластинка округлая или почковидноокруглая, рассечена слабо или глубоко на обратнотреугольные доли; зубчики короткие или длинные с выпуклоокругленными сторонами.	Укороченный.	Массовое цветение во второй половине лета (позднее, чем у теневой формы).
G. saxatile Kar. et Kir. — герань скальная теневая.[1]	Лесные заросли, каменистые склоны средне- и высокогорья.	Фиолетово-синяя с темными жилками.	Зеленый.	Плосковогнутый, лепестки соприкасаются по всей их длине.	Обратнояйцевидная со слабо выемчато-лопастным верхним краем.	Короткие.	Пластинка округлая, очень глубоко рассеченная; зубчики удлиненные с оттянутым острием и более прямыми сторонами.	Хорошо развит.	С начала июля до конца вегетационного периода.
G. saxatile Kar. et Kir. — герань скальная луговая.[2]	Луга долинные лесо-лугового пояса и альпийские.	Розовая, светло-сиреневая, белая, с белыми или красными жилками.	Красный или бурый.	Плосковогнутый, лепестки расположены раздельно.	Обратнотреугольная с выемчатым верхним краем.	Длинные.	Пластинка округлая или почковидноокруглая, слабо- или реже, глубоко рассеченная; зубчики тупее, чем у теневой формы с более выпуклоокруглыми сторонами.	Сильно укороченный.	То же; массовое цветение раньше, чем у теневой формы.

жание же клетчатки, наоборот, на равнине выше всего, в соответствии с ее более жаркими и сухими условиями (табл. 2). Это соответствует общей закономерности изменения химического состава горных растений.

В то же время у герани скальной обнаружилось любопытное несоответствие этой закономерности. На нижележащих участках при переходе от долинного луга к склоновому (от 2630 до 2700 м) и дальше к высокогорной лугостепи (3000 м) вместо увеличения наблюдается последовательное уменьшение содержания протеина (см. рисунок). Это уменьшение количества протеина явно коррелирует с изменением содержания органического вещества и влажности почвы, которая уменьшается в том же направлении (Дороганевская, 1958). Однако увеличение количества клетчатки, обычно сопряженного с уменьшением содержания протеина, не наблюдалось. Содержание клетчатки на высоте 3000 м было меньше, чем на высоте 2700 м, что соответствует обычной закономерности изменения химического состава растений в горах.

В отношении остальных компонентов, входящих в состав растений герани, можно заметить, что больше всего содержат золы растения подгорной равнины (т. е. герань холмовая). В верхних поясах растения беднее золою, особенно на альпийском лугу (данные 1954 г.), что, очевидно, связано с большей выщелоченностью высокогорных почв. Больше всего жира содержала герань скальная с долинного луга, а в 1954 г. — и с альпийского. Содержание безазотистых экстрактивных веществ возрастает от нижнего высотного уровня к верхнему.

Полученные данные подтверждают подчиненность изученных нами видов герани общим закономерностям, установленным для других растений и ландшафтных групп, и в то же время показывают значение фактора влаги, который в отдельных случаях может нарушать обычную последовательность изменений содержания протеина в высотном направлении.

В химизме герани скальной были замечены еще некоторые особенности. По количеству и сезонному изменению содержания протеина у нее выделяются две группы: у герани с лугов долинного типа (рисунок, *1* и *4*) содержание протеина выше, но оно резче падает после плодоношения, чем у герани с лугов склонового типа (см. рисунок, *2* и *3*).

Эти различия подтвердились и выявились еще полнее при определении у этой герани активности каталазы.[1] По литературным данным (Рубин и др., 1945, и др.) и нашим исследованиям, активность каталазы у растений в горах возрастает с высотой. Герань же скальная такой закономерности не обнаруживала. Так, в фазе цветения, около 15 июля 1954 г., у этого растения были следующие величины активности каталазы: в лесо-луговом поясе на долинном лугу (2630 м) — 7.9, в лесо-луговом поясе на склоновом лугу (2700 м) — 4.0, на участке высокогорной лугостепи (3000 м) — 5.3, на альпийском лугу (3250 м) — 8.5.

Если эти местообитания разбить на две естественные группы, то выявится определенная последовательность изменений активности каталазы и близость полученных величин в пределах каждой группы: 1) луг долинный — 7.9, луг альпийский — 8.5; 2) луг склоновый — 4.0, высокогорная лугостепь — 5.3.

Подобно тому, что наблюдалось в отношении изменения количества протеина с высотой и кривых его сезонного хода, растения герани со склонового луга и высокогорной лугостепи оказались ближе друг к другу по

[1] Форма с относительно устойчивыми внешними признаками.
[2] Форма с сильно варьирующими внешними признаками.

[1] Каталаза определялась по методу, описанному ранее (Дороганевская, 1956).

ТАБЛИЦА 2

Сводные данные по содержанию протеина и клетчатки у *Geranium collinum* s. l. в различных высотных поясах

Вид	Местообитание	Фазы развития	1951—1954 гг.: сроки наблюдения	содержание (в %): протеина	содержание (в %): клетчатки
G. collinum Steph.	Подгорная равнина, сухая степь.	Вегетация	17 V	19.2	13.5
		Бутонизация	1—17 VI	15.5—17.8	19.2—21.5
		Цветение	25 V—1 VI	12.0—15.4	20.3—29.3
		Плодоношение	6 VIII	8.1	31.3
G. collinum Steph.	Предгорья, сухая степь.	Вегетация	23 VI	16.2	17.5
		Цветение	25 VII	11.2	25.3
		Плодоношение	21 VIII	8.9	26.2
G. saxatile Kar. et Kir.	Лесо-луговой пояс, склоновый луг.	Вегетация	21 V—1 VI	21.9—24.4	9.3—11.3
		Бутонизация	5 VI—13 VI	19.2—19.7	17.6
		Цветение	5 VI—13 VII	14.3—19.0	17.9—27.9
		Плодоношение	28 VI—25 VIII	12.0—15.2	20.2—31.3
		Рассыпание семян	21—22 VIII	10.0—10.3	29.9
		Отмирание	31 VII—8 X	6.2—9.8	30.9
G. saxatile Kar. et Kir.	Лесо-луговой пояс, долинный луг.	Вегетация	27 V	26.9	6.1
		Бутонизация	2 VI—11 VI	22.3—22.4	14.4—15.2
		Цветение	13 VI—13 VII	14.2—19.4	15.5—19.2
		Плодоношение	3 VII—25 VIII	11.2—19.2	16.0—24
		Рассыпание семян	5—20 VIII	8.8—12.1	24.9—27.7
		Отмирание	11 IX	19.5	31.8
G. saxatile Kar. et Kir.	Высокогорная луго-степь.	Вегетация	26 V—7 VI	16.9—21.0	11.5—11.9
		Бутонизация	12 VI—27 VI	17.3—18.1	11.7—13.0
		Цветение	24 V—31 VIII	12.0—14.8	17.2—19.0
		Плодоношение	15 VII—27 VIII	9.7—14.0	16.5—22.4
		Рассыпание семян	6—26 VIII	8.1—9.4	23.6
		Отмирание	27 VIII—9 IX	6.0—8.9	27.6
G. saxatile Kar. et Kir.	Альпийский луг.	Вегетация	3 VI	24.3	11.4
		Бутонизация	12 VII	23.7	14.4—15.9
		Цветение	9 VII—30 VII	17.2—19.0	16.2—16.4
		Плодоношение	29 VII—26 VIII	14.8—15.2	16.2—18.6
		Рассыпание семян	21 VIII	9.4	22.4
		Отмирание	10 IX	6.3	20.3

величине активности каталазы, чем к растениям с лугов долинного типа (возле Тяньшанской станции) и альпийского (которые составляют как бы другую группу).

Неодинаковым оказалось и сезонное изменение активности каталазы у различных форм герани скальной в лесо-луговом поясе; у луговой формы оно более растянуто, чем у теневой. Абсолютная величина и дневная амплитуда этих величин у луговой формы больше, чем у теневой.

Эти данные и послужили поводом для дальнейших наблюдений, приведших к указанному выше выводу о существовании экологических форм у рассматриваемых видов герани.[1]

Определения химического состава и активности каталазы в образцах герани, взятых из различных местообитаний, в известной мере вскрывают внутренние особенности различных уже сложившихся форм этого широкого вида. На больших пространствах удается проследить и постепенные изменения некоторых внешних признаков их.

Поднимаясь по течению р. Чон-Кызыл-Су (в 1955 г.), можно было заметить как изменяется обильно растущая по ее берегам герань холмовая. Близ современной границы лесного пояса, при переходе от низких к высоким предгорьям, где сквозь толщи осадочных пород начинают выходить на поверхность каменные породы, заметно изменялась окраска цветков у герани, выглядывающей из придорожных кустарников. Сиреневая окраска сменялась голубоватой, хотя форма и величина венчика сохранялись. Чем выше, тем интенсивнее становилась синяя окраска и, начиная от теперешней границы леса вверх по горному склону, она устойчиво сохранялась, при этом появились и прочие морфологические признаки герани скальной.

Единичные экземпляры теневой формы этой герани, явно отличавшиеся от только что описанной голубоватой формы герани холмовой, встречены в густом кустарнике в «саях» низких предгорий. Но господствует там герань холмовая (правда, экологически отделенная от скальной герани), обитающая преимущественно на открытом прибрежном лугу и в прибрежных кустарниках. Последние единичные экземпляры, несомненно герани холмовой, были замечены на высоте 2200 м, где уже господствует теневая форма герани скальной.

Опыт с пересадкой герани холмовой в лесолуговой пояс, а герани скальной в степной обнаружил их неустойчивость в новых условиях. Интересно, что в предгорьях, на прибрежном лугу у сая Май-Колот обнаруживается большое разнообразие луговой формы герани холмовой — здесь встречены экземпляры с обычными сиреневыми, розовыми, почти белыми и голубоватыми цветками. Не менее разнообразна у нее форма венчика и листьев — от сильно рассеченных, как у теневых форм гераней холмовой и скальной, до малоизрезанных, как у луговой герани лесного пояса. Это обстоятельство, казалось, могло бы дать объяснение переходу одной замещающей формы в другую. Может быть, именно здесь, у границы высотного распространения герани холмовой, расшатывается ее наследственность, характеризующие этот вид признаки сильно варьируют, и он образует формы.

Величина активности каталазы у экземпляров с различными морфологическими признаками здесь также оказалась неодинаковой, что объяснимо возрастными различиями.

Любопытны и результаты определений этого показателя при разной погоде. В пасмурную погоду активность каталазы у формы с синеватыми цветками и сильно рассеченными листьями была выше, чем у герани с ро-

[1] Вывод о существовании таких экологических форм у *Geranium collinum* Steph. и *G. saxatile* Kar. et Kir. до некоторой степени подкрепляется тем, что принадлежащий к другой подсекции этого рода вид *G. maximowiczii* Rgl. et Maack, очевидно, представляет собой лишь теневую форму *G. vlassovianum* Fish. (Флора СССР, т. XIV).

зоватыми цветками и слабее изрезанными листьями; в ясную погоду она оказалась выше у формы с розовыми цветками, а у формы с синеватыми цветками ее величина возросла лишь к вечеру.

В первые годы работы вблизи с. Покровки не наблюдалось синеватых цветков герани, встречалась только синевая окраска венчика. В исключительно холодном 1955 г. наряду с обычной синевой окраской наблюдалось необычайное разнообразие оттенков окраски и форм. А в конце сентября всюду, где летом росла обычная герань холмовая, появились голубые цветки. Они встречались как на кустах герани с обычными листьями, так и на кустах с листьями, имеющими более острые зубчики, как у высокогорной герани скальной. Аналогичные изменения окраски цветков герани наблюдались и на Тяньшанской станции.

Отсюда вытекают такие выводы: 1) в годы с большими отклонениями условий от обычных у не вполне сформировавшихся видов, таких как *G. collinum* s. l., внешние признаки варьируют особенно сильно; 2) более прохладная погода благоприятна для появления герани с синеватой окраской венчика.[1]

Возможность значительных морфологических изменений у герани холмовой под влиянием температуры за один летний сезон подтверждается рядом наблюдений (Цингер, 1904; Баранова, 1935; Hartmann, 1957; Малютин, 1959).

Механизм формообразующего действия температуры вполне объясним. Это — фактор, от которого зависит скорость всех биохимических процессов. Но при одинаковых его изменениях различные по своей природе процессы испытывают неодинаковые сдвиги. Примеры различных изменений в химическом составе растений в разных температурных условиях неоднократно указывались во многих работах. В результате этих изменений в процессах обмена веществ у растений устанавливаются новые соотношения, с которыми может быть связано и появление новых внешних признаков. Легкость, с какой возникают новые признаки, очевидно, зависит от наследованной устойчивости растительной формы, неодинаковой у разных растений. Формообразующее действие температуры проявляется, очевидно, вследствие географических различий в количестве тепла, которое постепенно изменяется на равнине в широтном направлении, а в горах при перемещении снизу вверх.

Влияние еще одного из важнейших внешних факторов — влаги — на исследованные нами формы герани проявилось в изменениях величины листьев, содержания воды и протеина, а также активности каталазы; специфического формообразующего действия количества влаги на растения нами замечено не было.

Описанные изменения герани, связанные с условиями влажности, освещения и температуры, позволяют глубже проследить общебиологическую закономерность — образование викарных видов под влиянием факторов среды, в нашем случае — переход *G. collinum* Steph. в *G. saxatile* Kar. et Kir.[2]

---

[1] Интенсивность синей окраски у герани скальной, видимо, зависит и от почвенных условий. Мы нашли, что пигмент лепестков у любой формы герани при действии кислоты принимает розовую окраску, при действии соли кальция — голубую. Содержание кальция в золе герани с розовым венчиком, растущей на кислой луговой почве, меньше (16.6%), чем у теневой формы герани с синим венчиком, обитающей на каменистых склонах (19.3%). Эти наблюдения согласуются с описанными в литературе (Paech, 1955; Малютин, 1959).

[2] Различия между описанными экологическими формами герани, по-видимому, не затрагивают генеративных органов. По исследованиям М. М. Моносзон и О. П. Трубачевой, выполненным по моей просьбе, пыльца оказалась сходной у всех рассмотренных экологических форм герани, различающихся по внешним признакам, но она отличалась по структуре экзины от пыльцы *Geranium rectum* Trautv., относящейся к другой группе видов.

Выводы

1. Исследованные формы герани холмовой и скальной, относящиеся к одному, не вполне сформировавшемуся виду *Geranium collinum* s. l., представляют собою различные экологические формы этого вида.

2. Форма, рассматривавшаяся нами как *G. collinum* Steph. и обитающая в долине р. Чон-Кызыл-Су на подгорной равнине и в предгорьях (высотные пределы 1700—2200 м над ур. м.), представлена здесь двумя экотипами — теневым и луговым. Представители первого экотипа, приспособленные к более прохладным и затененным местообитаниям, населяют прибрежные кустарники и заходят в близлежащие сады. Растения лугового экотипа — обитатели открытых местообитаний. У первых более высокий стебель, более темные и рассеченные листья. Эти две формы различаются не только по внешним признакам, но и по ритмике внутренних процессов. Их развитие протекает не синхронно.

3. Замещающий *G. collinum* Steph. вид — *G. saxatile* Kar. et Kir., обитающий в высотных пределах 2000—3250 м (и выше), также представлен двумя экологическими формами: из них первая — теневая — обитает в затененных местах, а на больших высотах и на открытых остепненных склонах, на маломощных почвах с малым запасом влаги; вторая — луговая — приспособлена к условиям более влажных лугов.

4. Различие местообитаний по степени влажности отражается и на оводненности тканей форм герани, приуроченных к этим местообитаниям.

5. Теневая форма герани скальной замещает на определенном высотном уровне теневую форму герани холмовой; луговая форма герани скальной замещает луговую форму герани холмовой.

6. Выявление экологических форм в пределах вида *G. collinum* s. l. раскрывает некоторую закономерность в кажущейся на первый взгляд случайной изменчивости морфологических признаков этого вида.

7. Новые признаки у герани возникают легко. Факторами, оказывающими явное формообразующее влияние на герань, являются освещение и температура. Изменения, возникающие в связи с влиянием влаги, по нашим данным, носят количественный характер. Количественные различия в содержании кальция отражаются на окраске венчика.

8. Активность каталазы у различных экологических форм герани отражает особенности ритмов их жизнедеятельности.

9. Наблюдения над образованием экологических форм у герани холмовой и скальной и происходящими у них процессами формообразования в зависимости от внешних факторов могут послужить материалом для некоторых суждений об изменении растительных форм в географическом разрезе.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьев К. С. (1956). Растительность Туркестанского хребта.— Баранова Г. И. (1935). К вопросу о температуре как формообразующем факторе (цитир. по Г. И. Поплавской. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 64, 2. — Бобров Е. Г. (1949). Флора СССР, XIV. — Выходцев И. В. (1945). Геоботанические ландшафты Киргизии. Изв. Киргизск. ФАН СССР, 2—3. — Выходцев И. В. (1956). Вертикальная поясность растительности в Киргизии. (Тянь-Шань и Алай). — Выходцев И. В. и Е. В. Никитина. (1955). Растительность Киргизской ССР и ее использование. — Гребинский С. О. (1939). Биохимические особенности высокогорных растений. Уч. зап. Казахск. гос. унив., 3, биология. — Дороганевская Е. А. (1958). Об активности каталазы у полыни в различных экологических условиях. ДАН СССР, 111, 5. — Малютин Н. И. (1959). Возможности изменения окраски цветов. Природа. 4. — Михельсон А. И. (1913). Очерк растительности части Пржевальского и Джаркентского уездов. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатск. России, II. Бот. исслед., 4. — Рожевиц Р. Ю. (1912). Растительность западной части Пржевальского и южной части Пишпекского уездов Семиреченской области. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатск. России, II. Бот. исслед., 12. — Рубин Б. А., О. И. Пушкинская и В. Е. Соколова. (1945). Влияние высотного фактора на энзиматическую

активность растений. Биохим., 10, 5—6. — Р у б ц о в Н. И. (1954). Степи Северного Тянь-Шаня. Изв. АН Казахск. ССР, 132, сер. биохим., 7. — С о б о л е в Л. Н. (1953). Степи средней части подгорной равнины и северных предгорий Терскей-Алатау (геоботанический очерк). Тр. Инст. географ. АН СССР, 56. — С о б о л е в Л. Н. (1959). Растительность лесо-луго-степного пояса в средней части хребта Терскей-Алатау. Тр. Инст. географ. АН СССР, 75. — С о б о л е в Л. Н. (1960). Растительность высокогорий хребта Терскей-Алатау. В сб.: Пробл. бот., 5. — С о в е т к и н а М. М. (1930). Растительность юго-западной части Центрального Тянь-Шаня в пределах Нарынского кантона Киргизской АССР и ее кормовые запасы. — Ц и н г е р Н. В. (1904). *Plantago tenuiflora* W. K. и *Plantago minor* Fr. (К вопросу о влиянии климата на форму и жизнь растений). Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 19. — Ш а р а ш о в а В. С. (1955). Целинные степи и лугостепи по долинам рек Сусамыр и Каракол-Западный. Тр. Инст. бот. АН Киргизск. ССР, II. — H a r t m a n n Th. A. (1957). After-effects of low temperature on leaf morphology of *Cichorium inthybus*. (Цитир. по Реферативн. журн. [1957] 22, 93 623). — P a e c h K. (1955). Colour development in flowers. Ann. rev. of plant physiol., 6 : 273.

Институт географии
Академии наук СССР.
Москва.

ON THE VICARIOUS SPECIES OF *GERANIUM* L. IN THE BASIN OF THE CHON-KYZYL-SU RIVER

By E. A. Doroganevskaya

SUMMARY

The object of this study was the altitudinal variation of the chemism in two species of *Geranium*, *Geranium collinum* Steph. and *G. saxatile* Kar. et Kir.

It has been established that the changes in the chemical composition are correlated not directly to the altitude of the habitats but rather to the different ecological conditions at different altitudes.

The existence of two forms, the sciadophilous and the meadow form, in the species of *Geranium* studied was inferred from the differences in the catalase activity and the protein content correlated with some morphological characters and ecological features.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

К. Ф. Пачулия

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА РОСТ И МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ ЛИМОНА

Лимон является теплолюбивым растением, но для своего нормального развития он не требует особенно высокой температуры и может цвести и образовывать плоды в течение круглого года. Однако лимон весьма чувствителен к морозу и страдает уже при падении температуры воздуха несколько ниже нуля, хотя в условиях погоды, обычно сопутствующих морозу, он и переносит кратковременное понижение температуры до —4 и даже до —8°. Вегетирующие деревья лимона, особенно растения в фазе цветения, могут пострадать даже при небольших заморозках (Мурри, 1937).

Из литературы известно, что морозоустойчивость растений можно повысить при помощи фотопериодического воздействия (Мошков, 1934, 1935; Гулисашвили, 1948; Мичурин, 1948; Генкель и Ситникова, 1953).

При выведении более морозоустойчивых сортов цитрусовых путем воспитания гибридных сеянцев И. В. Мичурин (1948) рекомендовал применять фотопериодическое воздействие; целью этого воздействия было сокращение вегетационного периода и воспитание в растениях способности заканчивать ростовые процессы своевременно, до наступления холодного времени года.

При изучении фотопериодического воздействия на растения необходимо учитывать их географическое происхождение. Растения более южных широт, попавшие на широту 42—44°, испытывают влияние более длинного дня (летом до 15 ч. 30 м.).

Многими авторами (Максимов, 1924—1925; Разумов, 1929—1930; Ацци, 1932; Туманов, 1940, 1947; Гулисашвили, 1948; Невиных, 1948; Самыгин и Лизандр, 1951; Генкель и Ситникова, 1953) установлено, что продолжительность дневного освещения отражается не только на времени наступления цветения, но и на целом ряде других особенностей растений: росте, кустистости, размере листовой поверхности, развитии корневой системы, а также на анатомическом строении.

В. Н. Любименко и О. А. Щеглова (1927), А. В. Дорошенко и В. И. Разумов (1929) установили резко различное реагирование растений на продолжительность дня; особенно это касается изменения характера развития, интенсивности прироста сухого вещества, дыхания, ассимиляции и распределения сухого вещества по различным органам.

М. Х. Чайлахян (1937), наряду с другими авторами, указывает, что удлинение или укорочение периода роста у древесных растений тесно связано с их стойкостью к низким температурам: та или иная длина дня определяет быстрое или замедленное окончание роста и тем самым обусловливает их морозоустойчивость.

П. А. Генкель и О. А. Ситникова (1953) приводят результаты исследования Говарда (Howard), полученные на 283 древесных растениях. Они указывают на тесную связь между состоянием покоя и морозоустойчивостью. Эти авторы отмечают, что растениям теплого климата свойствен менее глубокий покой.

О цитрусовых — выходцах из стран теплого климата — И. И. Туманов (1940) писал, что они (лимон, апельсин и мандарин) не имеют периода покоя и при наступлении благоприятных условий легко трогаются в рост. Необходимо стремиться к тому, чтобы в опасные периоды (при похолодании и т. д.) ослабить у них ростовые процессы.

И. Н. Коновалов и Н. В. Кондруцкая (1955) основным фактором, определяющим зимостойкость южных листопадных растений на севере, считают не минимальную температуру, которую они переносят, а длину их вегетационного периода и особенности роста в предыдущее лето.

Одним из решающих факторов, обусловливающих вступление ряда растений в состояние покоя, является длина дня (Мошков, 1934; Туманов, 1940; Самыгин, 1946; Ермилов, 1954). Длинный день на севере рассматривается как фактор, препятствующий формированию зимостойкости южных растений; короткий же день способствует успешной перезимовке этих растений. Мичурин (1948) в короткой заметке «Фотопериодизм» подчеркивает значение короткодневного воздействия для ускорения вызревания древесины.

В целях выяснения влияния длины дня на зимостойкость растений нами были проведены опыты с лимоном.

Методика и схема опыта

Опыты проводились в Лаборатории физиологии растений Сухумской опытной станции Всесоюзного института растениеводства в 1954—1957 гг. В качестве объекта исследования были использованы семена лимона сорта 'Вилла Франка', полученные от скрещивания 'Вилла Франка' с Понцирус трифолиата, произведенного в 1953 г.

Растения выращивались вначале в оранжерее, а затем на посадочных грядках 5 м длины, 1.5 м ширины и 60 см глубины, из которых был вынут грунт и заменен однородной почвой, привезенной из Цебельды.

Регулирование продолжительности дневного освещения достигалось при помощи фанерных кабин, размером 2.6×1.5 м, установленных на деревянных рельсах. На каждую грядку надвигалось по 2 кабины с обоих концов.

Растения подвергались фотопериодическому воздействию с мая по ноябрь.

Опыт состоял из 5 вариантов. Растения 1-го варианта получали освещение в течение 8 часов, 2-го—в продолжение 9 часов, растения 3-го варианта до 1 августа находились на 10-часовом дне, в 4-м варианте растения получали непрерывное освещение в течение 24 часов (естественный день плюс дополнительный электрический свет), контрольные растения находились на естественном (обычном сухумском) дне. В каждом варианте в начале опыта было 19—20 растений, а при окончании его 11—17.

В настоящей работе представлены результаты исследования фотопериодического воздействия на рост и зимовку лимона. Рост изучался с помощью периодического промера побегов в течение вегетационного периода на 10 растениях каждого варианта. Определялись весенний и летний приросты 10 побегов на каждом растении. Осенью подсчитывалось количество побегов и измерялась общая длина побегов, междоузлий, а также длина и ширина листовой пластинки.

Результаты исследований

Прежде чем перейти к непосредственному изложению полученных данных, следует отметить, что сеянцы лимона посадки 1954 г., подвергаясь фотопериодическому воздействию, прошли в 1955—1957 гг. естественную проверку, так как в это время они испытали влияние пониженной температуры от —5 до —7°. При этом нам удалось проверить состояние расте-

ний, находившихся и на коротком дне; трехдневное воздействие низкой температуры (—5— —7°) показало, что растения, которые не были подготовлены к перезимовке, вымерзли до корневой шейки.

Остановимся на некоторых особенностях растений 3-го варианта (10-часовое дневное освещение). В первый день действия мороза эти растения потеряли верхушечные молодые неодревесневшие приросты и на их листьях местами наблюдалось появление черных пятен. При наступлении хорошей погоды большинство листьев возвратилось к первоначальному состоянию, повторившийся на второй день мороз в —7° вызвал почернение листьев и частичное повреждение стеблей, и только после воздействия низкой температуры (до —5°) в третий раз была отмечена полная гибель надземной части растений. Растения же других вариантов погибли уже при первом морозе. В 1956 г. от корней возникла поросль.

Таким образом, изучение фотопериодического воздействия мы проводили в два периода: в первый период (1954—1955 гг.) исследовались сеянцы, во второй (1956—1957 гг.) изучалась поросль.

При различной длине дня отмечался разный характер роста и побегообразования растений как до, так и после воздействия низкой температуры.

ТАБЛИЦА 1

Рост сеянцев посева 1954 г. и порослевых растений (в высоту в см) в зависимости от длины дня (среднее от общего количества опытных растений)

Годы	Длина дня (в часах)					Примечание
	8	9	10	непрерывное освещение	естественный день	
	высота (в см)					
1954	29.4	29.2	23.1	20.6	23.4	Сеянцы
1955	52.2	80.0	87.6	53.7	61.3	Сеянцы
1956	63.3	86.3	84.5	85.7	90.5	Порослевые растения
1957	111.9	119.1	117.8	133.4	168.8	Порослевые растения

Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что за вегетационный период 1954 г. из числа сеянцев лимона, находившихся при коротком дне, более усиленный рост наблюдался у растений в условиях 8- и 9-часового дневного освещения, и незначительные различия имелись между растениями при 10-часовом дне и контрольными. Что же касается растений в вариантах с коротким днем, то при 10-часовом освещении рост был наиболее медленным.

В 1955 г. у растений на коротком (8-, 9-, 10-часовом) дне по мере его удлинения увеличивался рост в высоту. Растения при 9- и 10-часовом дне росли сильнее контрольных, а при 8-часовом дне — медленнее, чем последние, и намного слабее, чем при 9- и 10-часовом освещении.

Растения, находившиеся при непрерывном круглосуточном освещении, за два вегетационных периода (1954—1955 гг.) обнаружили замедленный рост как по сравнению с контрольными, так и с растениями на коротком дне (9 и 10 часов).

Во второй период опытов (1956—1957 гг.), как сказано выше, исследовались порослевые растения. Рост их в первый год отрастания оказался интенсивным и превышал прирост сеянцев за два вегетационных сезона. Аналогичная картина была и на второй год отрастания. Что же касается растений при 8-, 9- и 10-часовом дне, то они по сравнению с контрольными имели замедленный рост; среди контрольных и растений при непрерывном освещении были экземпляры, достигшие 190.5—232 см высоты.

Растения, находившиеся при непрерывном освещении, как и в предыдущие 2 года, характеризовались замедленным ростом по сравнению с контрольными.

При сопоставлении показателей ростовых процессов и морозостойкости опытных растений в первые 2 года обнаружено некоторое несоответствие их с имеющимися в литературе представлениями о взаимоотношении между ростом и морозоустойчивостью. Сеянцы лимона при 8-, 9- и 10-ча-

совом дне в течение 2 лет отличались (большею частью) более продолжительным и сильным ростом по сравнению с контрольными сеянцами и растениями при непрерывном освещении; однако гибель растений отмечалась больше всего в последних двух вариантах. Это явление можно отнести за счет того, что регулирование светового режима опытных растений с помощью кабин сопровождалось как изменением влажности и температуры почвы, так и колебаниями температуры и влажности воздуха. В отличие от контрольных растений и растений при непрерывном освещении корневая система растений при 8-, 9- и 10-часовом дне, укрытых кабинами, была предохранена как от избытка почвенной влаги, так и от выпавших осадков. Поэтому короткодневным растениям удавалось легче восстанавливать надземную часть после действия мороза, чем растениям в контроле и при непрерывном освещении.

ТАБЛИЦА 2

Состояние растений различных вариантов до и после действия мороза 1955/1956 гг. по данным учета в 1957 г. (среднее от общего количества растений и побегов)

Длина светового дня (в час.)	Сеянцы[1]			Количество растений		Поросль					% побегов	
	количество опытных растений	количество боковых побегов		погибших в 1955/1956 гг.	отросших в 1957 г.	количество порослевых побегов		количество боковых побегов		длина годичных побегов (в см)	весенне-летнего	осеннего
		1954 г.	1955 г.			1956 г.	1957 г.	1956 г.	1957 г.		прироста	
8	19	0	17	2	17	4	4	0	52	20.3	96.1	3.9
9	19	0	14	2	17	5	5	0	70	21.2	98.5	1.5
10	19	0	20	2	17	5	4	0	62	24.9	96.7	3.3
Непрерывное освещение	19	0	10	3	11	4	3	0	49	49.9	51.0	49.0
Контроль (естественный день)	20	0	12	4	16	7	4	0	67	33.9	49.1	50.9

В табл. 2 показано состояние растений до и после действия мороза, а также их побегообразование. Из этих данных видно, что побегообразование у сеянцев и порослевых растений начинается со 2-го года вегетации; особенно много побегов дают растения при 9- и 10-часовом дне (соответственно 70 и 62). Такое обильное образование побегов стимулировалось понижением температуры до —4°, имевшим место осенью 1956 г.; оно сопровождалось вымерзанием недозревших приростов и опадением листьев, а с начала вегетации 1957 г. из пазушных почек образовались новые побеги и тогда выяснилось, что процент весенних и летних побегов — в пределах 96.1—98.5, а осенних — от 1.5 до 3.9 (от общего числа побегов за весь вегетационный период). У контрольных растений весенне-летние побеги составили 49.1%, а осенние — 50.9%. Растения при непрерывном освещении были в этом отношении ближе к контрольным.

Известно, что для создания компактной кроны и получения высокого урожая большое значение имеет характер ветвления. Изучение ветвления (по состоянию на декабрь 1957 г.) показало, что в продолжение одной вегетации растения при укороченном дне образовали ветки 2-го порядка, а при непрерывном освещении — ветви 3-го порядка. Контрольные растения по этому показателю были также ближе к последним.

Следует отметить, что не все побеги 1-го порядка одинаково растут, некоторые из них, особенно на нижних ярусах, вырастают в длину лишь

[1] Посев произведен в 1954 г.

на 0.5—1 см и затем высыхают. Другие вырастают до 40—50 см и продолжают рост. Эти побеги в продолжение всего вегетационного периода имеют 2—3 прироста. Весенний рост их заканчивается одним приростом. Летний рост каждого побега, являясь продолжением весеннего роста, складывается из двух приростов.

У побегов растений на коротком дне наблюдаются три типа роста: 1) рост начинается весной и кончается в начале лета; 2) рост начинается весной и кончается осенью (весенний и два летних прироста); 3) имеется только летний рост, который складывается из раннелетнего и позднелетнего прироста.

Растения на 8-, 9- и 10-часовом дне к осеннему сезону имеют один весенний и редко два летних прироста. Растения же при непрерывном освещении, а также контрольные дают за год 3—4 прироста. Что же касается периодичности роста у растений в контроле и варианте с непрерывным освещением, то за год у них наблюдалось три периода роста: весенний, летний и осенний.

ТАБЛИЦА 3

Длина побегов весеннего и летнего приростов за 1957 г. (среднее от общего количества побегов подопытных растений посева 1954 г. по вариантам)

Время измерения (месяцы)	Длина дня (в час.)				
	8	9	10	непрерывное освещение	контроль (естественный день)
	длина побегов (в см)				
III—V	8.8	6.5	9.8	10.9	8.2
IV—VIII	9.9	12.2	14.7	24.7	18.1
Прирост за весь сезон	18.7	18.7	24.5	35.6	26.3

Из данных табл. 3 видно, что весенний прирост менее интенсивен, чем летний. Летний прирост почти по всем вариантам опыта превышает весенний приблизительно в 2—2.3 раза. Незначительная разница между весенним и летним приростами отмечена лишь у растений на 8-часовом дне.

По наблюдениям Я. Н. Ломия (1952), у лимона весенний рост происходит с 15 апреля до 15—20 мая, второй или летний рост наблюдается с конца июля, а третий или осенний рост — с начала (5—15) сентября до второй половины (15—25) октября. По нашим наблюдениям, первые два срока роста соответствуют данным Ломия, а третий период роста обычно продолжается у растений в контроле и при непрерывном освещении до ноября.

Крона двух летних порослевых растений как на коротком, так и на длинном дне бывает неравномерно развита. Некоторые растения дают единичные высокорастущие побеги, у которых ветвления не происходит, и поэтому форма кроны нарушается. Исключением является 10-часовое дневное освещение, при котором рост в основном прекращается в конце лета, а побеги и листья распределяются по всей высоте растения от корневой шейки до верхушки. Контрольные растения резко отличаются от описанных. Развитие их побегов в основном начинается на высоте 50 см от корневой шейки, причем единичные побеги продолжают рост, что создает ненормальности в развитии кроны.

В работе М. В. Колелишвили (1954) крона лимона 'Вилла Франка' описана как широко-пирамидальная, густо облиственная, с укороченными, густо расположенными побегами и небольшим осенним приростом. Однако мы видим, что в зависимости от условий крона может значительно изменять свою форму.

Продолжительность дневного освещения влияет как на количество листьев, так и на их размеры. Количество листьев на побегах и на растении в целом подсчитывалось нами одновременно с измерением побегов в ноябре 1957 г. Учитывались длина и ширина листовой пластинки у нормально развитых листьев, верхнего, нижнего и среднего ярусов в отдельности. В каждом варианте измерялось по 100 листьев (по 10 листьев на 10 растениях). Под площадью листовой пластинки нами условно подразумевается

величина, полученная путем умножения длины отдельного листа на его ширину. На коротком дне наибольшее количество листьев наблюдалось у растений при 9-часовом дне; затем идут растения при 10- и 8-часовом освещении из всех вариантов опыта, наибольшее количество листьев обнаружено у растений при непрерывном освещении. Наименьшую листовую поверхность имели растения на 10-часовом дне (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Влияние длины дня на количество листьев и размеры листовых пластинок у порослевых растений (среднее для 10 растений)

Показатели состояния и роста растений	Длина дня (в час.)				
	8	9	10	непрерывное освещение	естественный день (контроль)
Количество оставшихся растений после воздействия мороза 1955—1956 гг.	17	17	17	11	16
Количество листьев на растении (среднее из общего числа листьев на 10 растениях)	738	990	940	1970	1340
Количество листьев на годичном побеге (среднее для 100 побегов на 10 растениях)	14	14	15	30	20
Длина листьев (в см) среднее для 100 листьев на 10 растениях	4.6	4.4	3.7	4.8	4.5
Листовая поверхность (в см) (среднее для 100 листьев с 10 растений)	49.2	43.5	33.3	48	43.3
Количество междоузлий (среднее для 100 побегов с 10 растений)	13	13	14	29	19
Длина междоузлий (в см) (среднее для 100 побегов с 10 растений)	1.7	1.6	1.7	1.6	1.8

Из табл. 3 и 4 также видно, что растения на длинном дне имели, как правило, более длинные побеги и большее число междузлий, чем на коротком дне. Первое место в этом отношении занимают растения, выращенные при непрерывном освещении, за ними следуют контрольные. Среди других вариантов выявить какую-либо закономерность не удалось.

Проведенные наблюдения за ростом растений осенью, перед началом перезимовки, не дают прямого ответа на вопрос о возможности применения фотопериодического воздействия для повышения морозоустойчивости лимонов. Однако они указывают на существование косвенного влияния фотопериодов на подготовку растений к зиме.

Данные, приведенные в табл. 5, показывают, что осенью (в ноябре) процент нерастущих растений на 10-часовом дне составлял 70.6, в контроле (естественный день) — 31.2 и в варианте с непрерывным освещением — 18.2.

Контрольные растения в продолжение лета, когда день колеблется от 13 ч. 24 м. до 15 ч. 30 м., росли интенсивно. Однако и осенью, когда день укорачивался, рост их продолжался. Это же отмечено и для варианта с непрерывным освещением, где процент растущих растений составлял 81.8.

Из данных этого опыта видно, что среди растений, выращивавшихся при естественной длине дня (контроль) до 1 августа, а после 1 августа при 10-часовом дне, процент нерастущих растений в первые два осенних месяца (сентябрь и октябрь) составлял соответственно 88.3 и 47.2, в ноябре же, т. е. после прекращения фотопериодического воздействия, он равнялся 70.6. У них же снизился годичный прирост отдельных побегов и интенсивность побегообразования. Однако повышения морозоустойчивости у этих растений не наблюдалось; так, 12 ноября 1957 г. при понижении температуры воздуха до —2.5° листья у этих растений обезвоживались и скручивались. У контрольных же растений и растений при непрерывном освещении наблюдалось отмерзание только верхушечных неодревесневших побегов и не вполне сформировавшихся листьев. Этот результат можно объяснить нарушением водного баланса как опытных (недостаток воды), так и контрольных (излишек воды) растений.

ТАБЛИЦА 5

Влияние продолжительности освещения на рост лимона в осенние месяцы (количество растений с различной выраженностью роста в % от их общего количества)

Дата исследования	Рост	Длина дня (в час.)				
		8	9	10	непрерывное освещение	естественный день (контроль)
1 IX	Интенсивный	70.0	29.5	11.7	72.7	24.5
	Слабый	18.3	52.9	—	18.1	51.0
	Отсутствует	11.7	17.6	88.3	9.2	24.5
8 X	Интенсивный	56.8	58.8	17.6	54.5	100
	Слабый	17.6	11.7	35.2	36.0	—
	Отсутствует	25.6	29.5	47.2	9.5	—
15 XI	Интенсивный	5.8	—	—	81.8	68.8
	Слабый	29.5	52.8	29.4	—	—
	Отсутствует	64.7	47.2	70.6	18.2	31.2

Следует отметить, что раннее прекращение ростовых процессов у порослевых растений лимона, подвергающихся фотопериодическому воздействию, создает неблагоприятные условия для их перезимовки. Прекращение роста надземной части вызывает приостановку деятельности и подземной части растения. Лимон как вечнозеленое растение в осенне-зимний период сохраняет способность к довольно заметному обмену веществ. У опытных растений при 8-, 9- и 10-часовом дне осенью, с прекращением ростовых процессов, нарушается согласованность разных сторон обмена веществ, происходит расходование накопленных запасов, что и вызывает ослабление растительного организма. Вследствие несоответствия между накоплением и расходованием органического вещества и воды у надземной части растения, у лимона ослабляется способность переносить низкие отрицательные температуры, что вызывает скручивание и опадение большей части листьев и нередко гибель самого растения.

Полученные нами данные подтверждают исследования И. М. Васильева (1956), который отмечает, что укорачиванием дня до 9—10 часов удавалось заставить сеянцы японской хурмы вступить в состояние покоя в любой период лета. При этом покой оказывался очень устойчивым и не прекращался в течение многих недель после перевода растений на режим естественного дневного освещения. И тем не менее такой покой не оказывал сколько-нибудь заметного влияния на морозостойкость хурмы; находившиеся в состоянии покоя на укороченном дне растения, как и вегетировавшие контрольные, гибли от первых же осенних морозов.

Очень трудно повысить морозоустойчивость лимона с помощью изменения фотопериода. При малейшем понижении температуры воздуха отмечались повреждения и даже гибель тех растений, которые подвергались фотопериодическому воздействию в течение четырех лет, в меньшей степени страдали растения, испытавшие такое воздействие в течение одного-двух лет.

Поэтому мы не можем согласиться с выводами Б. С. Мошкова (1934, 1935) о том, что лимон, подвергшийся фотопериодическому воздействию в холодном рассаднике, может выдержать понижение температуры до — 18°.

В результате проведенных исследований мы приходим к следующим выводам.

1. Интенсивность роста лимонов сильно варьирует в зависимости от длины дня. С укорачиванием дня рост сеянцев лимона усиливается по сравнению с контрольными. Порослевые растения во всех вариантах опыта растут быстрее сеянцев, но при коротком дне рост их слабее, чем при естественном дне (контроль). Растения, находящиеся на непрерывном освещении, занимают промежуточное положение.

2. Оптимальным фотопериодом для сокращения продолжительности вегетации порослевого растения лимона надо считать 10-часовой день.

3. Сеянцы лимона в первый год посева, а также порослевые растения в первый год отрастания боковых побегов не дают; со второго вегетационного периода как у сеянцев, так и у порослевых растений одновременно с ростом идет ветвление побегов.

4. Растения при 8-, 9- и 10-часовом дневном освещении вступают в осенний сезон, имея один весенний и два летних прироста. Летний прирост каждого побега является продолжением весеннего роста и складывается из двух приростов: раннелетнего и позднелетнего. У растения при непрерывном освещении и естественном дне имеет место весенний, летний и осенний рост; при этом летом и осенью наблюдаются два прироста: раннелетний и позднелетний, раннеосенний и позднеосенний.

5. Ежегодное воздействие короткого 8-, 9- и 10-часового дня на растения лимона вызывает их ослабление и снижает выносливость к зимним условиям до такой степени, что они перестают переносить даже такие температуры, какие выдерживают без повреждений в обычных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Ацци Д. (1932). Сельскохозяйственная экология. — Васильев И. М. (1956). Зимовка растений. — Генкель П. А. и О. А. Ситникова. (1953). Состояние покоя у растений и морозоустойчивость. Тр. Инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева, 8, 1. — Гулисашвили В. З. (1948). Нарушение покоя, периодичности вегетации и ритмики роста у некоторых древесных пород в условиях светокультуры. Природа, 3. — Дорошенко А. В. и В. И. Разумов. (1929). Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 22. — Ермилов Г. Б. (1954). О влиянии короткого дня на рост и зимостойкость красного клевера. ДАН СССР, 46, 5. — Колелишвили М. В. (1954). Отбор гибридных сеянцев лимона. Агробиолог., 1. — Коновалов И. Н. и Н. В. Кондруцкая. (1955). Изменение физиологических процессов растений в связи с акклиматизацией. Экспер. бот., 10. — Корякина В. Ф. (1956). Влияние продолжительности дня на рост и развитие красного клевера. Экспер. бот., 11. — Ломия Я. Н. (1952). К вопросу о подрезке лимона. Бюлл. Всес. н.-и. инст. чая и субтроп. культур, 3. — Любименко В. Н. и О. А. Щеглова. (1927). О фотопериодической адаптации. Журн. русск. бот. общ., 12. — Максимов Н. А. (1924—1925). Значение в жизни растений соотношения между продолжительностью дня и ночи (фотопериодизм). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 24. — Мичурин И. В. (1948). Избр. соч. — Мошков Б. С. (1929—1930). О фотопериодизме у некоторых древесных пород. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23. — Мошков Б. С. (1934). Морозоустойчивость растений и фотопериодизм. Сов. субтропики, 3. — Мошков Б. С. (1935). Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. III, 6. — Мурри Н. М. (1937). Лимон. Тр. Интродукц. питомника субтроп. культур, 6. — Невиных В. А. (1948). Влияние короткого дня на развитие и рост кенафа. ДАН СССР, 59, 2. — Разумов В. И. (1929—1930). О фотопериодическом последействии и его связи с влиянием на растения различных сроков посева. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 23, 2. — Самыгин П. А. (1946). Фотопериодизм растений. Тр. Инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева, 3, 2. — Самыгин Г. И. и Лизандр. (1951). Влияние длины дня на рост лимонов. ДАН СССР, нов. сер., LXXXI, 6. — Туманов И. И. (1950). Физиологические основы зимостойкости культурных растений. — Туманов И. И. (1947). Развитие исследований по фотопериодизму растений и их современное состояние. Тр. Инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева, 5, 2. — Чайлахян М. Х. (1937). Гормональная теория развития растений.

Сухумская опытная станция
Всесоюзного института
растениеводства,
Гульрипши.

(Получено 25 V 1962)

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Б. Е. Балковский

О ПОВЫШЕНИИ ДИАГНОСТИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Как известно, изучение видов растений имеет мировое значение и по ряду разделов регламентируется постановлениями международных конгрессов. Углубленные исследования состава флор, их формирования и родственных отношений между систематическими единицами являются основными вопросами теоретической систематики. Внедрение же в практику ее достижений состоит в основном в написании и переиздании локальных определителей, атласов и различных пособий. Эта весьма трудоемкая работа, благодаря которой осуществляется передача достижений теоретической систематики в практику, составляет содержание практической систематики.

Особо важное значение как для науки, так и для практики имеет правильное определение научного названия растения. Еще Линней отметил, что знание названий растений, их положения в системе необходимо, так как без этого мы бы не знали к чему должны относиться наши сведения о них. Линней выразил эту мысль известным афоризмом — «если теряются названия, то теряются и познания», подчеркивая этим, что систематика служит основой всех знаний о живых существах, основой всех биологических наук.

Несмотря на большое научное и практическое значение определителей, они все же имеют много недостатков, порождают ошибки и сомнения и во многих случаях оказываются несостоятельными. Об этом можно судить по нередко ошибочным этикеткам в гербариях, по отзывам производственников и ответам учащихся.

В числе многих причин такого положения вещей следует указать и на отсутствие методики по составлению определителей. Особенно надо отметить нерациональное использование признаков, снижающее их диагностическую ценность. Пользуясь определителями, приходится сталкиваться с целым рядом недостатков в формулировке признаков: с их излишней схематизацией, перекрыванием, несравнимостью и даже с неверным их содержанием. Поэтому представляет интерес показать на примерах некоторые из этих недостатков и высказаться о возможности их устранения.

Очень часто в таблицах и описаниях признаки настолько огрубляются, что различные объекты получают одинаковую характеристику. Показательны в этом отношении данные для определения гераней в монографии Кнута «*Geraniaceae*» (Knuth, 1912), где указано, что створки у герани мягкой (*Geranium molle*), герани раскидистой (*G. divaricatum*) и герани крупнокорневищной (*G. macrorrhizum*) «поперек морщинистые». В действительности же морщины у герани мягкой покрывают всю поверхность створок, а у двух остальных — только 1/2—2/3 поверхности и никогда не доходят до краев. Это различие сразу бросается в глаза, и по степени морщинистости створок даже неботаник отличит герань мягкую от всех остальных. С подобной излишней схематизацией мы встречаемся и в других определителях.

Весьма схематично авторы описывают опушение. Например, для герани Роберта во «Флоре УССР» (т. VII) указано, что стебли «отстояще железисто-волосистые». Но с такой оценкой опушения приводятся и другие герани, и «соль» не в том, что волоски отстоящие или железистые, а в том, что они курчавые, чего нет у других гераней Средневропейской части СССР. Кроме того, у этой герани есть членистые волоски, а при сравнении противоположных сторон стебля обнаруживается несимметричность расположения волосков — признаки легко доступные для определяющего.

Большим неудобством в определительных таблицах и диагнозах является несравнимость признаков. В одном случае дается, например, размер целого плода, в другом — только его части, а в третьем, в той же совокупности таксонов, о размерах плодов ничего не говорится. Лицо, не определявшее растение по ключу, пытается использовать прилагаемые к нему описания, но несравнимость признаков часто препятствует этому.

Перекрывание признаков также задерживает определение; оно столь обычно, что нет надобности приводить примеры.

Нередко пользующийся определителем испытывает затруднения, наталкиваясь на относительные признаки вроде таких, как цветки средней величины, цветки более крупные.

Возникают у определяющего излишние сомнения из-за неверных признаков. Определяя, например, по «Флоре УССР» (т. III) осоку горную (*Carex montana*) находим,

что листья у нее опушены снизу, а в действительности — сверху. Проверяем наше определение по «Флоре СССР», но и там те же данные. И только справки по другим источникам приводят, наконец, к истине.

Большинство описанных недостатков можно устранить, составив ряды сравнимых признаков и убедившись, как тот или иной признак выражен у всех таксонов данной совокупности.

Чтобы показать на примере диагностическое значение рядов признаков, выпишем для гераней УССР в порядке возрастания крайние значения размеров плодов в миллиметрах. В результате получим такой ряд:

Geranium molle	7—12	*G. robertianum*	17.5—21
G. divaricatum	8—11	*G. nepalense*	20—25
G. pusillum	9—11	*G. phaeum*	22 —25
G. dissectum	12.5—21	*G. linearilobum*	22 —32
G. lucidum	13—18	*G. collinum*	23—27
G. pyrenaicum	14—19	*G. palustre*	23—33
G. sibiricum	15—19	*G. tauricum*	23—34
G. albanum	15—21	*G. macrorrhizum*	23—44
G. tuberosum	15—23	*G. silvaticum*	25—32
G. columbinum	15 —24	*G. bohemicum*	26—30
G. purpureum	16—19	*G. pratense*	28—35
G. rotundifolium	17.5—20	*G. sanguineum*	29—38

Исследуя этот ряд, легко усмотреть, что в нем можно выделить три почти не перекрывающиеся группы: герани с мелкими плодами — 7—12 мм, со средними — 13—21 и с крупными — 22—44 мм и, таким образом, из 24 перекрывающихся признаков получается ряд из трех неперекрывающихся. По размерам плодов каждый из видов принадлежит только одной из групп, кроме гераней голубиной (*G. columbinum*), клубневой (*G. tuberosum*) и непальской (*G. nepalense*), которые входят и во вторую и в третью группы. Для точной диагностики мы можем условно считать каждую из этих гераней двумя разными видами и определять их различными наборами признаков.

В таком преобразовании заложены и другие возможности повышения диагностической значимости признаков — признаки одного ряда можно комплексировать с признаками другого. В приведенном примере (см. ключ для определения в конце статьи, ряд II) ряд по размеру плодов объединен с рядом по их количеству на одном цветоносе, а ряд по размеру лепестков — с рядом по их окраске, благодаря чему увеличивается число взаимоисключающих признаков и уменьшается число рядов. Комплексные признаки удобны тем, что даже если часть одного признака перекрывается с частью какого-то другого, то в целом они являются взаимоисключающими и каждый из них может быть таким по отношению ко всей совокупности таксонов данной таблицы: например, если в одном случае лепестки голубые, 15—20 мм длиной, а в другом они тоже голубые, но 10—12 мм длиной, то при одинаковой окраске размеры их не налегают и такие комплексные признаки оказываются взаимоисключающими в отношении всех 24 видов украинских гераней, как это видно по нижеприведенному ключу для определения видов герани и описания рядов признаков.

На основе рядов взаимоисключающих признаков может быть составлен ключ при любом размещении таксонов, с наибольшей точностью, по любому способу как для дикорастущих, так и для культурных растений.

Сгруппированные признаки искусственны, но они повышают точность определения, их можно перевести на язык цифр и применить математические методы; искажение представления о растениях, которое они создают, должно исправляться в диагнозе, используемом и в качестве своего рода дополнительного ключа.

Настоящее сообщение составлено на основе наблюдений в природе и исследования гербарных материалов в Киеве, Львове, Черновцах, Кишиневе, Ростове-на-Дону, Сухуми, Батуми и Ленинграде. При изучении украинских гераней была выявлена герань непальская (*G. nepalense*), неизвестная для СССР и занесенная в ботанические сады Киева и Черновцов в качестве сорняка.

Объем видов и авторский приоритет приняты нами в понимании «Флоры СССР»,[1] за исключением герани пурпурной (*G. purpureum*), которую мы рассматриваем как самостоятельный вид, а не разновидность герани Роберта (*G. robertianum*). У герани Роберта створки плода всегда опушены по морщинам и складкам и наверху несут две волосовидные нити, равные по длине придаткам створок. У герани пурпурной створки всегда голые, изредка бывает одна волосовидная нить, равная по длине придатку. У герани Роберта промежутки между морщинами в 4—5 раз превышают ширину морщин; у герани пурпурной промежутки между морщинами в 2 раза шире морщин

[1] В последнее время некоторые немецкие авторы (Hermann, Rothmaler) не признают авторства Линнея для *Geranium palustre*, *G. bohemicum* и *G. dissectum*, которые не упоминаются в первом издании «Species plantarum». Но в 1756 г. Линней впервые их публикует в «Amoenitates academicae» по исследованиям своих учеников (Torner, Juslenius). На этом основании мы сохраняем приоритет Линнея для этих гераней, как это сделано во «Флоре СССР» автором обработки сем. гераниевых Е. Г. Бобровым (1949).

у крымских образцов и почти равны ширине морщин у кавказских. Окраска плодов у герани пурпурной — пурпурная; у герани Роберта — светло-коричневая, сероватая. Различный габитус и экология этих гераней не оставляет сомнений в том, что это разные виды.

Выше нами рассмотрен ряд признаков по размерам плодов и их количеству на цветоносе. Приведем некоторые пояснения по остальным рядам (см. ключ).

Ряд — створки плода (их рельеф) — можно было бы не вводить в ключ, так как для определения всех 24 видов достаточно остальных семи рядов. Цель введения этого ряда — увеличить число возможных определений. Признак 1 — створки гладкие или с 1—2 морщинами — дан схематически (сгруппированный признак) и характеризует виды с плодами без морщин и виды, у которых на плодах имеются 1—2 мало заметные морщины — герань холмовая (*G. collinum*), герань болотная (*G. palustre*), герань сибирская (*G. sibiricum*). Признаки 2, 5, 6 являются специфическими — каждый относится к одному лишь виду. Признак 3 — морщины до половины ширины створок покрывают их бока — также дан схематически и характеризует герань блестящую (*G. lucidum*), герань крупнокорневищную (*G. macrorrhizum*) и герань Роберта; в действительности, у герани блестящей морщины прерывающиеся, создают сетчатость; у герани крупнокорневищной они непрерывающиеся, но не образуют замкнутых контуров; у герани Роберта они непрерывающиеся, но образуют замкнутые контуры. Признак 4 — створки плода со многими морщинами, из которых хотя бы верхние доходят до 2/3—3/4 боков — также дан схематически, так как у герани пурпурной все морщины доходят до 3/4 ширины створок, а у герани раскидистой только верхние морщины доходят до 3/4 створок, а остальные лишь до 1/2. Такое формальное объединение несходных признаков сделано для того, чтобы не осложнять определения. Действительная же характеристика рельефа створок должна одновременно отражаться в диагнозах или описаниях.

Ряд III — клювики (их опушение) — также содержит ценные признаки. По опушению клювика можно отличить герань болотную, у которой клювик всегда опушен до основания рылец, от герани холмовой, с клювиком наверху голым. Очень характерным является опушение клювика у герани Роберта, герани пурпурной и герани блестящей, у которых придатки совершенно голые, а опушено нитевидное окончание (признак 1). Хорошим диагностическим признаком является наличие железистых волосков (признаки 3, 5).

Ряд IV — створки плода (их опушение). В отечественной литературе опушение створок для целей диагностики используется неэффективно. Не используется, например, наличие у основания створок пучков волосков — «бородок»; они имеются только у гераней с мозолевидно утолщенным закругленным выступом при основании створки. Этот признак выявлен у 9 видов.

Прижатое, густое опушение на створках герани малой (*G. pusillum*) и герани пиренейской (*G. pyrenaicum*) позволяет сразу отличить их от остальных видов (признак 3).

Ряд V — лепестки (их окраска, длина и положение) — составлен из комплексных признаков. По темно-пурпуровой буроватой окраске сразу узнается герань темная (*G. phaeum*). Голубые цветки имеют герань богемская (*G. bohemicum*) и герань луговая (*G. pratense*). Объединение признаков окраски и размера лепестков дает возможность различать эти герани. Оттенки лепестков у других видов разнообразны, плохо поддаются точному описанию без эталонов и объединены в признак 4.

Ряд VI — прикорневые листья — имеет ограниченное диагностическое значение. Сразу узнаются по наличию черешков у сегментов герань Роберта и герань пурпурная. Линейные доли (признак 1) сохраняющихся прикорневых листьев характеризуют герань линейнолопастную (*G. linearilobum*).

Ряд VII — подземные органы — позволяет разделить украинские герани на три хорошо очерченные группы — малолетнюю бескорневищную, многолетнюю корневищную без шарообразных утолщений и многолетнюю корневищную с шарообразными утолщениями на корневищах.

Ряд VIII — средняя часть стебля (опушение). Как показали наши наблюдения, наибольшую стабильность опушения имеет средняя часть стебля. По прижатому опушению на стебле легко отличить герань холмовую от герани болотной. Курчавые волоски характерны для герани Роберта и герани пурпурной (признак 2). По коротким простым волоскам с примесью коротких железистых определяется герань круглолистная (*G. rotundifolium*).

Все перечисленные признаки взаимоисключающие, они в какой-то степени искусственны и предназначены для использования в определительных таблицах. В диагнозах же должны даваться конкретные признаки, не искажающие представления об определяемом таксоне, и наиболее характерные, подтверждающие определение.

Кроме указанных в ключе признаков, для рода герани имеют диагностическое значение еще и такие: форма листовой пластинки, форма и опушение лепестков и тычинок, длина острия чашелистиков, размеры, окраска и положение створок плодов, положение цветков, ареал и экология и другие специфические признаки, позволяющие сразу определить тот или иной вид. Примером таких признаков являются: длина тычинок у герани крупнокорневищной, скрученные влево придатки створок не раскрывшихся плодов у герани богемской, острие у основания створок у герани рассеченной (*C. dissectum*), наличие поперечных складок на чашелистиках у герани блестящей,

опушение листьев у герани краснобурой, длина нитевидного окончания у герани линейнолопастной, запах у герани Роберта и т. п. Все эти признаки должны быть даны в диагнозах.

Для иллюстрации сказанного приводится описание рядов признаков украинских гераней и дается цифровой политомический ключ. Чтобы по этому ключу определить растение, надо выписать номера признаков определяемого растения и найти название, соответствующее полученному цифровому сочетанию. Обычно для определения достаточно двух-трех признаков, а иногда и одного, например для герани малой — 1 и 1, для герани сибирской — 1 и 3 и для герани кровянокрасной — 1 и 5 первого и второго рядов.

В целях удобства цифровой индекс каждого вида напечатан с двумя интервалами. Для видов, у которых наборы признаков могут быть разные, дается два индекса, например, для *G. tuberosum* 12 454 236 и 14 454 236, так как у нее плоды характеризуются двумя признаками — 2 и 4.

Подробное описание цифрового ключа дано в Ботаническом журнале СССР за 1960 г., № 1.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА ГЕРАНЬ (GERANIUM) ФЛОРЫ УССР

Часть первая. Описание диагностических признаков

Ряд I. Створки плода (их рельеф)

— гладкие или с 1—2 поперечными морщинами . . . . 1.
— с 3—5 поперечными складками . . . . 2.
— со многими морщинами, доходящими до середины боков . . . . 3.
— со многими морщинами, из которых хотя бы верхние доходят до 2/3—3/4 боков . . . . 4.
— целиком покрыты морщинами . . . . 5.
— со складками, выступающими по наружному краю в виде зубцов . . . . . . 6.

Ряд II. Плоды (их размер и количество на цветоносах на одном растении)

— 8—12 мм, все или большинство их расположены на цветоносах по 2 . . . 1.
— 13—21 мм, все или большинство их расположены на цветоносах по 2, редко больше . . . . 2.
— 13—21 мм, все или большинство их одиночные . . . . 3.
— 22—40 мм, все или большинство их расположено по 2, редко больше . . . . 4.
— 22—40 мм, все или большинство их одиночные . . . . 5.

Ряд III. Клювики (их опушение)

— с голыми придатками створок и опушенным простыми волосками нитевидным окончанием . . . . 1.
— с придатками, опушенными простыми волосками, и голым (целиком или частично) нитевидным окончанием . . . . 2.
— с придатками, опушенными простыми и железистыми волосками и частично голым нитевидным окончанием (волоски не доходят до основания рылец) . . . . . 3.
— опушены простыми волосками до основания рылец . . . . 4.
— опушены простыми и железистыми волосками до основания рылец . . . . . . 5.

Ряд IV. Створки плода (их опушение)

— голые, иногда с одной волосовидной нитью, равной по длине створкам без пучков волосков при основании . . . . 1.
— с короткими, косо отстоящими волосками (0.1—0.2 мм) вдоль морщин и складок и с двумя волосовидными нитями, равными по длине створкам без пучков волосков при основании . . . . 2.
— с прижатыми волосками без пучков волосков при основании . . . . 3.
— с косо отстоящими волосками, по крайней мере по килю в верхней части, и с пучками волосков при основании . . . . 4.
— с косо отстоящими волосками, по крайней мере по килю в верхней части, без пучков волосков при основании . . . . 5.

Ряд V. Лепестки (окраска, длина и положение)

— темно-пурпуровые, 11—13 мм, горизонтальные или отогнутые книзу . . . . 1.
— голубые или синие, 10—12 мм, приподнятые . . . . 2.
— голубые или синие, 15—20 мм, приподнятые . . . . 3.
— розовые, лиловые, фиолетовые, красные, 3—20 мм, приподнятые . . . . . 4.

Ряд VI. Прикорневые листья

— почти до основания рассечены на линейные сегменты, 1.5—2.0 мм ширины, которые в свою очередь несут по 1—3 сегмента второго порядка такой же ширины . . . 1
— почти до основания рассечены на продолговатые сегменты, перисто разделенные на продолговатые доли . . . . 2.
— с сегментами, имеющими черешочки . . . . 3.
— сегменты отсутствуют или разделены не до основания и с более широкими долями . . . . 4.

Ряд VII. Подземные органы

— без корневищ . . . . 1.
— с продолговатыми корневищами . . . . 2.
— с шарообразно утолщенными корневищами . . . . 3.

Ряд VIII. Средняя часть стебля (опушение)

— голая . . . . 1.
— с курчавыми отстоящими волосками . . . . 2.
— с прижатыми волосками . . . . 3.
— с короткими железистыми и простыми волосками (0.1—0.3 мм) и длинными простыми отстоящими (1,0—2.0 мм) . . . . 4.
— с короткими простыми и короткими железистыми волосками до 0.5 мм длины . . . . 5.
— с простыми, несколько отогнутыми книзу или отстоящими волосками 0.2—1.0 мм длины, иногда с примесью длинных — до 2.0 мм . . . . 6.

Часть вторая. Названия видов

№ п. п.	Названия	Ряды признаков	
1	*Geranium pusillum* Burm. f.	11 534 416	
2	*G. columbinum* L.	12 444 413.	14 444 413
3	*G. tuberosum* L.	12 454 236.	14 454 236
4	*G. pyrenaicum* Burm. f.	12 534 414	
5	*G. rotundifolium* L.	12 544 415	
6	*G. nepalense* Sweet.	12 544 426.	14 544 426
7	*G. dissectum* L.	12 554 416	
8	*G. sibiricum* L.	13 444 416	
9	*G. collinum* Steph.	14 244 423.	14 344 423
10	*G. linearilobum* DC.	14 254 136.	14 454 136
11	*G. pratense* L.	14 343 426	
12	*G. silvaticum* L.	14 344 426.	14 244 426
13	*G. palustre* L.	14 444 426	
14	*G. bohemicum* L.	14 552 414	
15	*G. tauricum* Rupr.	14 554 426	
16	*G. sanguineum* L.	15 444 426	
17	*G. phaeum* L.	24 241 426.	24 441 426
18	*G. robertianum* L.	32 124 312	
19	*G. lucidum* L.	32 154 411	
20	*G. macrorrhizum* L.	34 314 424	
21	*G. divaricatum* Ehrh.	41 454 414	
22	*G. purpureum* Vill.	42 114 312	
23	*G. molle* L.	51 514 416	
24	*G. albanum* M. B.	62 254 426	

Литература

Балковский Б. Е. (1961). Применение математики к составлению ключей. Тез. докл. третьего совещ. по применению математич. методов в биологии (в Лен. гос. унив.). — Бобров Е. Г. (1949). Гераниевые. Флора СССР, XIV. — Гроссгейм А. А. (1947). Флора Кавказа, III. — Доброчаева Д. Н. (1955). Геранiйовi. Флора УРСР, VII. — Комаров В. Л. (1945). Предисловие к Флоре СССР. Избр. соч., I. — Шмальгаузен И. Ф. (1895). Флора Средней и Южной России, 1. — Hegi. (1936). Illustrierte Flora von MittelEuropa, IV, 3. — Her-

mann F. (1957). Flora von Nord- und Mitteleuropa. — Knuth C. (1912). *Geraniaceae*, in Pflanzenreich, 53. — Szafer Wl., St. Kulczyński, B. Pawłowski. (1953). Rośliny polskie.

(Получено 2 III 1962)

Центральный республиканский ботанический сад
Академии наук УССР,
дендропарк «Александрия»,
г. Белая Церковь.

Х. А. Краль и К. А. Хаак

НОВЫЙ ТИП ПОЛЕВОГО ПАНТОГРАФА

С 5 рисунками

Одним из методических приемов при изучении растительных сообществ является зарисовка их горизонтальной проекции. До сих пор для этой цели рекомендовалось применять деревянный или металлический квадратный метр, разделенный проволокой или шнуром на ячейки. Ячейки, занятые «кропами» растений, зарисовываются на соответствующих квадратах бланка для описания (Ларин и др., 1952). Но такая работа очень трудоемка и занимает много времени. Более эффективным методом является зарисовка (картирование) пробных площадок при помощи полевого пантографа.

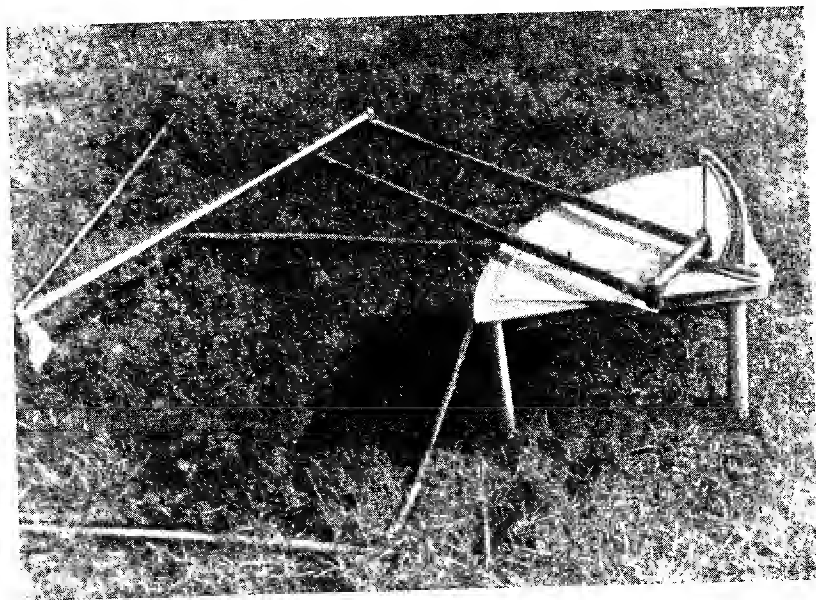


Рис. 1. Портативный полевой пантограф в рабочем положении.

Впервые применил пантограф при картировании растительности Хилл (Hill) — работник лесной службы Соединенных Штатов (Браун, 1957). Первая модель была сконструирована из длинных деревянных стрелок. Следующая улучшенная модель (описана в работе Пирса, Печанека и Пикфорда [Pearse, Pechanec, Pickford, 1935]) была сделана из трубчатого алюминия (см. Браун, 1957, рис. 21). Она могла применяться при картировании в разном масштабе. Для работы с упомянутым пантографом необходимы два человека: один, знакомый с флорой, обводит иглой очертания растений, второй управляет зарисовывающей иглой и наносит на карту условные обозначения видов под руководством своего партнера.

В Советском Союзе используется особый пантограф (ризограф) для зарисовки корневых систем (Хохлов, 1941). При картировании растительности полевой пантограф у нас до сих пор не применялся, так как его не изготовляли производственным способом.

В 1960 г. авторами настоящей статьи была сконструирована новая, первая в Советском Союзе, портативная модель этого прибора.

Для упрощения конструкции прибора у нашей модели полевого пантографа (рис. 1) масштаб константный — уменьшение 1 : 5. Такой масштаб обычно вполне отвечает требованиям геоботаника. Чем сильнее уменьшение, тем больше возможности ошибок. Для работы с этим пантографом нужен только один человек (ботаник). Он может поднимать и опускать карандаш, так как соответствующий рычаг соединен с ним шнуром. Прибор изготовляется из трубчатого дюралюминия, он легко разбирается и переносится (рис. 2), его вес вместе со столиком 3 кг.

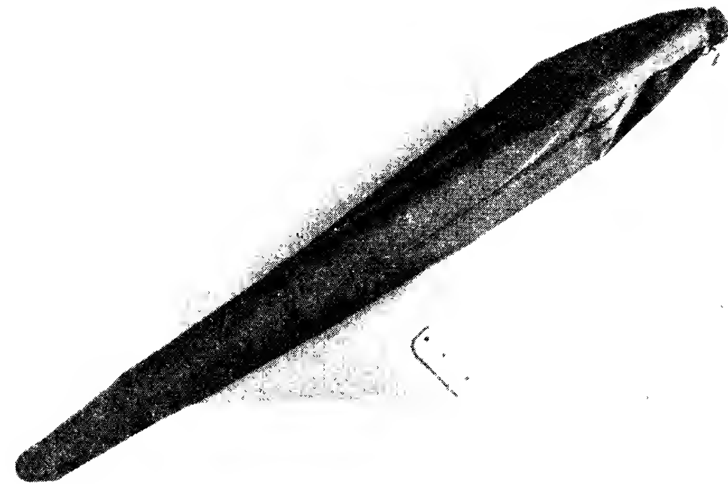


Рис. 2. Полевой пантограф в разобранном виде (в мешке).

Техническая характеристика пантографа: длина штанги 1000 мм, ошибка пантографа (при работе) не более 1 мм, масштаб 1 : 5, площадь охватываемая пантографом 1000×1000 мм, вес прибора со столиком 3,0 кг, вес прибора без столика 1,7 кг.

Комплект деталей пантографа (рис. 3): 1) блок из 4 штанг с оправой для карандаша — 1, 2) кронштейн — 1, 3) шпилей — 2, 4) фанерный столик — 1, 5) ножек — 3, 6) нитка — 1, 7) пенал с запасными графитами — 1, 8) футляр (мешок) — 1.

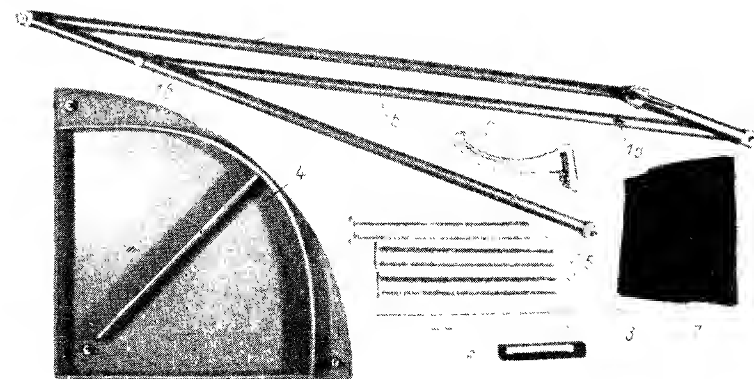


Рис. 3. Комплект деталей полевого пантографа.
1 — блок из 4 штанг с оправой для карандаша (*1а*) и ниткой (*1б*); *2* — кронштейн; *3* — шпиль; *4* — фанерный столик; *5* — ножки, *6* — пенал с запасными графитами; *7* — футляр (мешок).

Установка прибора и работа с ним

Полевой пантограф состоит из четырех штанг, подвижно соединенных между собой и образующих параллелограмм. 3 штанги метровые, четвертая имеет длину 20 см. Оправа карандаша прикреплена на длинной штанге на расстоянии 20 см от короткой штанги, такое положение обеспечивает постоянное уменьшение 1 : 5.

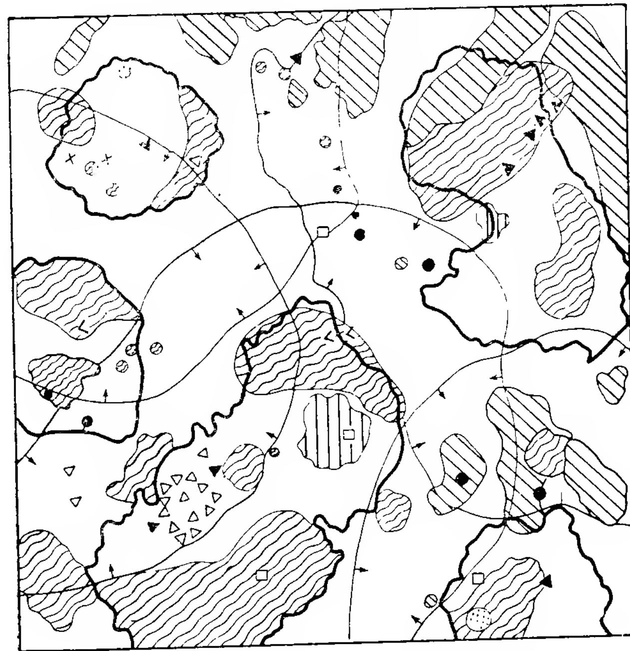


Рис. 4. Полевая зарисовка (площадь 1 м²) ассоциации *Carex davalliana*. Временно избыточно увлажненный луг на заболоченной рихковой почве (Эстонская ССР, Кейлаский район).

1 — кочки *Carex davalliana*; 2 — протяжение листовой поверхности *C. davalliana*; 3 — *Potentilla erecta*; 4 — *Prunella vulgaris*; 5 — *Sesleria coerulea*; 6 — *Carex panicea*; 7 — *Potentilla anserina*; 8 — *Mentha arvensis*; 9 — *Equisetum limosum*; 10 — *E. variegatum*; 11 — *Epilobium palustre*; 12 — *Linum catharticum*.

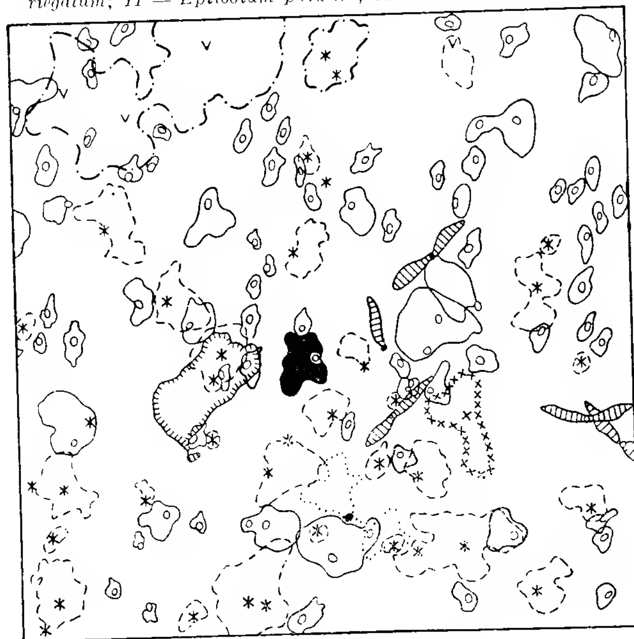


Рис. 5. Полевая зарисовка (площадь 1 м²) в широколиственном лесу на маломощной рихковой почве (Эстонская ССР, Лихулаский район).

1 — *Rubus saxatilis*; 2 — *Aegopodium podagraria*; 3 — *Anemone nemorosa*; 4 — *Geum urbanum*; 5 — *Convallaria majalis*; 6 — *Hepatica nobilis*; 7 — *Viola mirabilis*; 8 — *Orobus vernus*.

При установке пантографа нужно привинтить к столику 3 ножки. Затем блок из четырех штанг, вокруг которого движется вся система в горизонтальной плоскости, при помощи кронштейна прикрепляется винтом к столику. После этого, с помощью винта прикрепляют шпиль, регулируя одновременно его высоту (в зависимости от высоты растительного покрова). Затем к столику прикрепляют листок миллиметровой бумаги. На конце свободной штанги находится подвижной рычаг, при помощи которого в ходе работ можно поднимать и опускать карандаш, приводимый в действие шнуром. На этом заканчивается подготовка пантографа к работе — зарисовке пробных площадок в масштабе 1 : 5. Установка прибора занимает не более 4—5 минут.

Проекции растений соответственно их форме изображаются контурами или знаками. Примеры таких проекций приведены на рис. 4 и 5. Одновременно с проекцией крон внутри их контуров зарисовываются проекции оснований растений. Полевой пантограф может использоваться как на равнине, так и на склонах, везде, где могут быть заложены квадраты. При особенно низком травостое можно работать без ножек столика или воткнуть их в почву, в этом случае употребляется и короткий шпиль.

Прибор предназначен для зарисовки ботанических объектов и пригоден в следующих (основных) случаях: 1. Для выяснения характера распределения и определения покрытия того или иного вида кустарничкового и травянистого ярусов, а также покрытия мохового покрова и изучения элементов напорельефа (кочки отаптывания, кочки растений, бугорки, небольшие лунки). 2. При описании мозаичности растительного покрова и выяснении особенностей границ отдельных ассоциаций. Пантограф хорошо использовать при наличии диффузной мозаичности в растительном покрове. Для ориентировочного выявления мозаичности и определения характера границ сообществ надо зарисовать проекции ряда квадратов на одной линии или трансекте. 3. При описании динамики растительного покрова (аспектов) необходимо зарисовывать пробные площадки несколько раз в течение вегетационного периода. 4. При изучении характера возобновления сообщества ежегодно отмечают на пробных площадках местонахождение всходов, ювенильных растений и экземпляров, возобновляющихся вегетативным путем.

Литература

Браун Д. (1957). Методы исследования и учета растительности. — Ларин И. В. и др. (1952). Инструкция по заполнению бланка для описания растительности. В кн.: Краткое руководство для геоботанических исследований, под ред. В. Н. Сукачева и др. — Хохлов С. С. (1941). Заметки по методике изучения корневых систем. Сов. бот., 3. — Pearse K., J. F. Pechanec, G. D. Pickford. (1935). An improved pantograph for mapping vegetation. Ecology, 16.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР,
г. Тарту.

(Получено 5 I 1961)

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

В. И. Кефели

БИОХИМИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ГРИБА ПИРИКУЛЯРИИ — ПРОДУЦЕНТА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Представители рода *Piricularia*, относящегося к классу несовершенных грибов и порядку гифомицетов, сильно поражают рис, сорго, банан, пшеницу, какао и ряд диких злаков, вызывая потери урожая до 70% и более. *Piricularia* за последнее время стала объектом интенсивного изучения в разных странах. Хотя к настоящему времени по этому грибу накопился довольно большой экспериментальный материал, в отечественной литературе он до сих пор не систематизирован. Настоящая статья представляет собой попытку подобного рода. Естественно, в короткой статье нет возможности остановиться на всех вопросах морфологии и физиологии этого гриба. Поэтому мы обратим внимание только на его некоторые биохимические свойства.

Причины интенсивного исследования этого паразита, поражающего ряд важных сельскохозяйственных культур, имеют в основном экономический характер. Ущерб, наносимый *Piricularia* в южных странах, можно сравнить, разве только с бедствиями, которые несет с собой ржавчина хлебных злаков на севере. Вместе с тем пирикулярия, так же, как и *Gibberella fujicuroi*, является грибом, который, развиваясь на рисе или на искусственной питательной среде, выделяет большое количество физиологически-активных веществ. Эти вещества и являются тем звеном, которое связывает обмен веществ хозяина и внедряющегося в него паразита. Особенностью пирикулярии является весьма определенная направленность биохимических процессов, что позволило создать четкую классификацию видов рода *Piricularia* и штаммов *P. oryzae*. Прежде чем перейти к описанию биохимической классификации в пределах рода *Piricularia*, остановимся на некоторых чертах этого гриба и его взаимоотношениях с растением риса.

I. Общие сведения о патогене

Впервые *Piricularia* была описана Бриози и Кавара (Briosi a. Cavara) в 1892 г. Шесть лет спустя в Японии начались исследования особенностей этого гриба, вызывавшего у риса болезнь «запал».

Первый этап исследований относился к 1900-м годам и характеризовался интенсивным изучением взаимоотношений растения и паразита в плане иммунитета.

В 1917—1928 гг. группа исследователей во главе с Нишикадо (Nishikado) произвела выделение *Piricularia* с листьев и стеблей различных растений-хозяев. Ими были изучены в пределах рода морфолого-физиологические особенности этих изолятов. В это же время на *Piricularia* обращают внимание и в Индии. В 1918 г. Мак-Рей (McRae) констатировал в Индии первую сильную эпифитотию. Началась разработка практических мер борьбы с грибом. Были испытаны новые фунгициды и выведены специальные устойчивые сорта. Целый ряд работ по влиянию удобрений на развитие *Piricularia* был опубликован Томасом (Thomas).

В 1928 г. появляется сообщение о развитии пирикулярии и на Дальнем Востоке. Автор статьи П. Н. Абрамов нашел, что листья риса являются наиболее сильно поражаемым органом. На них развивается грязно-серый налет. Это — начало болезни. Затем гриб переходит на стебли и другие органы растений. Возможно поражение даже части метелки. Зерно становится совершенно щуплым. Крахмал почти отсутствует. Гриб вызывает черную гниль нижних узлов стебля. Автор указывал, что п-ов Корея, повидимому, основной очаг, откуда эта болезнь распространялась на территорию СССР. До второй мировой войны Япония и Индия были основными центрами исследования *Piricularia*. Получив физиологическую характеристику гриба, японские микробиологи начали выращивать его в лабораторных условиях. В 30—40-е годы гриб выращивали в лабораторных условиях и изучали особенности его роста на искусственной и естественной питательных средах (Leaver и др., 1947). Специфической особенностью японских исследований явился постоянный контроль взаимоотношений «гриб-хозяин». В связи с этим проводится целый ряд микроскопических анализов, например в исследованиях Теруи (Terui, 1940), которые продемонстрировали взаимоотношения гиф гриба с клетками растения риса. Автор показал, что внутри клеток листа риса образуются короткие споры, которые, по-видимому, являются воспроизводящим началом, позволяющим грибу развиваться и перезимовывать. Это направление работ было очень важным для изучения мер борьбы с пирикулярией. Такахаси (Takachashi, 1956) сообщал об интересных результатах микроскопических исследований, проведенных на устойчивых и восприимчивых сортах риса. В клетках листьев устойчивых сортов риса гифы гриба росли плохо, а в клетках восприимчивых сортов появлялась коричневая зернистость и гифы из этих клеток иногда распространялись в соседние клетки. До начала 40-х годов страны Европы и Америки практически не были знакомы с пирикуляриозом, однако уже к 1950 г. был отмечен целый ряд очагов поражения риса в США.

В штатах Луизиана и Арканзас в связи с сильной эпифитотией селекционеры вынуждены были отобрать наиболее устойчивые сорта риса (Cralley и др., 1942; Atkins, 1956). В Венгрии и Италии были также зафиксированы (Corbetta, 1954; Vamos, 1959) случаи распространения пирикуляриоза, что заставило венгерских фитопатологов и физиологов заняться изучением этой болезни. При этом создавались более аэробные условия для корневой системы риса на фоне различных уровней питания; подобные мероприятия должны были препятствовать развитию болезни. Широкое распространение пирикулярии по основным рисосеющим странам привело и к значительному усилению фронта борьбы с грибом. Формируются исследовательские центры, специально занимающиеся пирикуляриозом: 1) в Индии — лаборатория ботаники университета в Мадрасе, Сельскохозяйственный колледж в Поона, ряд учреждений Бомбея; 2) в Японии — университеты Токио, Кюсю, Хоккайдо, Ниигата, Ямагата; 3) в США — форт Детрик, штат Мериленд.

Основные пути исследований, которыми занимаются в этих центрах, можно подразделить на три группы: 1) физиология питания паразита; 2) биохимизм взаимоотношений гриба и хозяина; 3) активные вещества, продуцируемые партнерами.

Особенно детально разрабатывается первая проблема, связанная с физиологией питания *Piricularia*. За последние 5—6 лет этот круг вопросов вышел из области голого эмпиризма: исследователи стали на путь направленного подбора необходимых для гриба источников питания. Наиболее перспективным оказался индийский комплекс работ по изучению реакции гриба на концентрацию ионов водорода, азотсодержащие вещества и витамины (Apparao, 1955, 1956). Применяя высокоочищенные среды, удалось обнаружить, что биотин и тиамин резко усиливают рост гриба. Микроэлементы — железо, цинк, и, может быть, медь, также необходимы для *Piricularia*, но не равнозначны по своему действию. Детальное изучение витаминного питания *Piricularia* заставило индийских исследователей отнести этот гриб в группу организмов, гетеротрофных по отношению к витаминам. Потребность *P. oryzae* в витаминах не ограничивается тиамином и биотином. Уже начальные этапы роста (прорастание спор, удлинение ростковой трубки) стимулировались стеролами, стеридными аминами, α-токоферолом и саногенинами (Weintraub, 1957, 1958).

Реакция гриба на источники азота связана с целым рядом сопутствующих факторов, таких, как pH, степень восстановленности соединений и т. д. Ливер (1947) и Аппарао (1956), изучая рост гриба в среде с нитратными и аммонийными солями, показали их неравнозначность. Аппарао (1956) считает, что отрицательные свойства солей аммония зависят от их физиологической кислотности. Следует отметить, что оптимум активности основных ферментов гриба лежит на уровне pH 5.9—7.3, присутствие же в среде некоторых солей аммония снижает pH до 2.8 и тем самым угнетает синтетические процессы. Минеральные источники азота вообще не являются наилучшими для гриба и с успехом заменяются аминокислотами и пептоном (Leaver и др., 1947, Ramakrishnan, 1948).

Соединения углерода, на которых растет *P. oryzae*, чрезвычайно разнообразны. Кроме моно- и дисахаров, гриб может развиваться на клетчатке, крахмале, пектине и даже на многоатомных спиртах, глицерине и манните (Ramakrishnan, 1948, Yamada, 1959). Более поздние исследования объяснили это явление способностью гриба формировать особые ферментные системы при выращивании, например, на одном манните. Таким адаптивным ферментом в последнем случае оказалась фосфатаза маннито-1-фосфата, катализующая гидролиз маннита, но не действующая на его гомологи. Другой очищенный препарат, редуктаза фруктозо-6-фосфата, контролировал процесс его восстановления до маннито-1-фосфата. Высокая синтетическая и адаптивная способность рода *Piricularia* и в особенности вида *P. oryzae* объясняется большой активностью ее ферментативного аппарата. В табл. 1 приводится (далеко не полный) перечень ферментов, регулирующих самые важные процессы обмена гриба (таблица взята из работы Ramakrishnan, 1948).

ТАБЛИЦА 1

Набор ферментов, образуемый грибом *Piricularia*

Фермент	Субстрат	pH
Диастаза	Крахмал	6.5
Инулаза	Инулин	6.8
Липаза	Литмус-агар	7.3
Амидаза	Аспарагин	6.4
Трипсин	Яичный белок	6.4
Сахараза	Сахароза	6.5
Мальтаза	Мальтоза	5.9
Лактаза	Лактоза	6.3

Взаимоотношения между грибом и растением явились второй важной проблемой, которая подверглась внимательному изучению. Следует остановиться на этом, так как

уже рассмотренный круг вопросов имеет непосредственное отношение к проблеме связи питания паразита с питанием хозяина. Показано, например, что удобрение риса азотом приводило к распространению инфекции (Suryannarayanan, 1958a), а удобрение калием снижало поражаемость риса (Corbetta, 1954). Лист, на котором развивается пирикулярия, является такой же активной ареной деятельности гриба, как и зона корней для ризосферной микрофлоры. Листья устойчивых и подверженных инфекции сортов риса выделяют аминокислоты и органические кислоты, различающиеся по составу и количеству. Исходя из этого, Сурьянараянан (Suryanarayanan, 1958a) считает, что изучение биохимического механизма устойчивости в целом — значительно более правильный путь разрешения проблемы иммунитета, нежели биохимическое изучение генетически стойких сортов.

Вышеприведенные данные относятся к реакции гриба на макросоединения растения-хозяина. К этой группе вопросов примыкают исследования выделения физиологическиактивных веществ. Эти работы представляются наиболее перспективными, так как они обнаруживают четкие реакции, возникающие при проникновении гриба внутрь клетки листа растения-хозяина. Морфологическая сторона этого вопроса освещалась ранее Теруи (Terui, 1940) и Такахаси (1956).

Рассмотрим основную группу работ по биохимизму этого явления. Имеются данные, что суспензия из спор *P. oryzae* после выдерживания ее на кусочках листьев содержала токсическое вещество «фитоалексин» — продукт взаимодействия растения и гриба. На листьях устойчивых сортов риса фитоалексин образовывался энергичнее (Uehara, 1958). Взаимоотношения гриба с растением не ограничиваются продуцированием одного лишь токсического начала типа фитоалексина. Растение риса при гуттации выделяет стимулирующее летучее вещество «оризарол», которое усиливает прорастание спор пирикулярии. Выделенное в чистом виде оно сохраняло свою активность и в последующих опытах (Tamari, Kaji и др., 1958). Вслед за оризаролом были открыты и другие соединения, которые обладали способностью стимулировать прорастание и рост спор (Tamari и др., 1960а, 1960б). Этими соединениями оказались эвгенол и его производные — эвгенол-пальмитат и изоэвгенол. Для всех их определены физические константы, молекулярные веса и структурные формулы. С помощью хроматографии на бумаге эти соединения хорошо разделяются и определяются химически.

P. oryzae наиболее интенсивно развивается на среде, содержащей нитратный источник азота и сахарозу. Найдено, что именно на такой среде гриб синтезирует активные вещества, близкие к ауксинам. Эти вещества были названы гормоном роста; они составляли 0.5% от веса сухой вакцины, выделенной из *P. oryzae*. Этот гормон обычно

ТАБЛИЦА 2

Физиологическиактивные вещества, продуцируемые грибом *Piricularia* и растением-хозяином

Название вещества	Продуцент	Химическая формула	Литературная ссылка
Фитоалексин	Рис и Гриб	Не установлена	Uehara, 1958
Оризарол	Рис	$C_{25}H_{44}O_3$	Tamari, 1958
Эвгенол	Рис	CH_3O; $HO-C_6H_3-CH_2CH{=}CH_2$	Támari, 1960а, 1960б.
Изоэвгенол	Рис	$CH_3-CH{=}CH-C_6H_3(OH)(OCH_3)$	Tamari, 1960а, 1960б.
Эвгенол-пальмитат	Рис	CH_3O; $C_{15}H_{31}COO-C_6H_3-CH_2CH{=}CH_2$	Tamari, 1960а, 1960б.
Индолил-уксусная кислота	Гриб	$-CH_2-COOH$ (индольное кольцо, NH)	Watanabe, 1957
Пирикулярин а и б	Гриб	$C_{17}H_{14}N_2O_3$	Tamari, 1954
α-пиколиновая кислота	Гриб	COOH (пиридиновое кольцо, N)	Tamari, 1954

экстрагируют из спор хлороформом и эфиром. Он способен стимулировать рост корней и стеблей риса. Хроматографией на бумаге показано сходство этого соединения с индолил-уксусной кислотой (Watanabe, 1957).

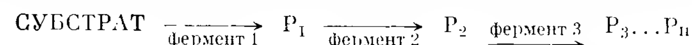
Культивирование *P. oryzae* на среде с трудноусвояемыми соединениями (такими, как соль аммония и крахмал) в сочетании с хорошо поглощаемой им глюкозой и глутаминовой кислотой приводило к усиленному выделению в культуральную среду токсического комплекса, включающего α-пиколиновую кислоту и особое азотсодержащее вещество — пирикулярин (Tameri, Kaji, 1954). Компоненты пирикулярина, выделенные из культуральной жидкости, обнаруживались также хроматографическим путем в тканях пораженного растения (Tamari, Kaji, 1954).

Приводим перечень основных физиологически-активных веществ, открытых при изучении взаимодействия пирикулярии и растения риса за период 1954—1960 гг. (табл. 2).

Даже беглое ознакомление с основными работами по биохимизму процессов, определяющих взаимоотношения пирикулярии и растения риса, обнаруживает необыкновенно сильную способность гриба реагировать на изменения компонентов питательной среды, на биохимический состав ткани листа хозяина; благодаря этому происходит быстрая перестройка всего ферментативного аппарата гриба, приспособливающегося к изменениям среды. Используя эти свойства пирикулярии и усиливая их с помощью подбора питательных сред, в Индии и Японии были сделаны попытки классифицировать виды рода *Piricularia*, а в дальнейшем и штаммы вида *P. oryzae*, подразделив их на ряд четких групп с определенными физиолого-биохимическими свойствами. Эта классификация помогла полнее изучить особенности гриба для того, чтобы впоследствии направленно и планомерно бороться с его распространением.

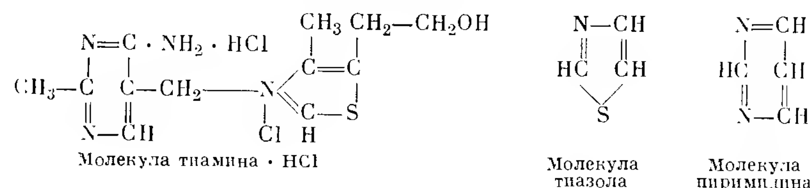
II. Классификация рода *Piricularia* по биохимическим признакам

В основе биохимической классификации рода *Piricularia* и вида *P. oryzae* лежит концепция, выдвинутая Бидлом (Beadle, 1945). Эта концепция построена на изучении потребностей ряда штаммов *Neurospora* в новых факторах роста. «Предположим, — пишет автор, — что исходный штамм может осуществлять синтез необходимого ему ростового вещества, а затем и ряд последовательных реакций, каждая из которых регулируется особым ферментом. Этот процесс можно схематически представить так:



В соответствии с этой схемой, биохимически дефицитный мутант должен одинаково хорошо расти при добавлении к среде как вещества Pn, так и любого из промежуточных продуктов, находящихся в цепи реакции. Оказалось, что мутанты, нуждающиеся в одном и том же веществе, могут различаться по способности использовать вместо конечного продукта различные предполагаемые предшественники. Это свидетельство, а также и то, что мутант, неспособный расти, скажем, за счет P_2, но нормально развивающийся на средах с P_3 и P_4, часто образует значительные количества P_2, убедительно свидетельствует в пользу гипотезы о ферментной блокаде в цепи биохимических реакций».

Работы, связанные с построением классификации рода *Piricularia*, подтвердили справедливость схемы Бидла. Сурьянараянан (1958б), например, показал, что *P. oryzae*, как, впрочем, и другие виды (*P. setariae*, *P. zingiberi* и *Piricularia* sp. на *Eleusine coracana*, *Piricularia* sp. на *Triticum vulgare* и др.), сами синтезировать витамин B_1 (тиамин) не могут, но если ввести в среду пиримидин, т. е. часть молекулы тиамина (по схеме Бидла — это некое вещество P_3), то гриб сможет путем целого ряда биохимических реакций достроить недостающую, тиазоловую часть (вещество P_2) молекулы тиамина и будет расти нормально (см. схему).



Такой способностью в полной мере обладала только *P. oryzae*. Можно предположить, что *P. oryzae* является грибом с наиболее развитым и легко адаптирующимся ферментативным аппаратом. Однако, обладая даже таким широким набором ферментов, *P. oryzae* не могла расти на среде Ричарда с одним тиазоловым компонентом (см. табл. 3). Способность *P. oryzae* расти в присутствии одного пиримидина проявляется только через 6 дней после начала роста. Значит, адаптивная перестройка гриба осуществляется не сразу. По-видимому, нужен какой-то определенный срок для образования фермента, катализирующего процесс достройки тиазоловой части молекулы

Общетеоретическая основа классификации Бидла нашла свое практическое приложение в дифференциации грибов по их реакции на тиамин, предложенной Роббинсом-Хаукер (Robbins-Hawker, 1950 г.).

Все грибы в зависимости от их синтетической активности были разделены на четыре группы: 1-я группа: грибы, нуждающиеся в целой молекуле тиамина и не способные синтезировать этот витамин из его компонентов (род *Phytophtora*, например): 2-я группа: грибы, способные синтезировать тиамин из двух компонентов (например, виды рода *Phycomyces*); 3-я группа: грибы, способные достраивать тиазоловую часть в случае добавления к среде пиримидиновой фракции (*Phythium butleri* и др.); 4-я группа: грибы, способные достраивать пиримидин в случае питания тиазолом (*Mucor ramanianus*).

ТАБЛИЦА 3

Ростовая реакция видов рода *Piricularia* на тиамин и его компоненты (вес в 1 г на колбу)

Состав питательной среды	*P. oryzae*	*P. setaria*	*P. zingiberi*	*Piricularia* sp. на *Eleusine coracana*
Контроль, без компонентов тиамина	0,0	0,0	0,0	0,0
С тиазолом	0,0	0,0	0,0	0,0
С пиримидином	40,3	5,3	3,7	0,0
С пиримидином и тиазолом	41,0	33,3	46,5	29,9
С тиамином	38,4	33,7	44,1	27,9

В соответствии с результатами, полученными для видов рода *Piricularia*, Сурьянараянан считает, что *P. oryzae* может быть отнесена в 3-ю группу, а остальные виды *Piricularia* — во 2-ю группу.

P. oryzae может синтезировать тиамин из одного пиримидина, если она растет на глюкозе и мальтозе. В случае же использования ксилозы и фруктозы синтез тиамина подавляется и рост гриба отсутствует.

Основные данные, подтверждающие справедливость изложенного, приведены в табл. 3 (взята с сокращениями из работы Сурьянараянана, 1958б). Для *P. oryzae* отмечается также различная активность при введении в среду разных сахаров. Была разработана классификация изолятов *Piricularia*, выделенных с *Oryza sativa*, *Setaria italica*, *Eleusine coracana* и *Digitaria marginata*, по их отношению к источникам углерода. Например, для *P. oryzae* было показано, что она лучше всего растет на глюкозе, сахарозе и мальтозе, хуже на целлюлозе и растворимом крахмале (Ramakrishnan, 1948). Дифференциация рода была осуществлена и по азотной шкале — лучше всего гриб рос на пептоне и других органических источниках азота, хуже всего на нитрите.

III. Классификация внутри вида *Piricularia oryzae* Cav. по биохимическим признакам

Поскольку гриб *Piricularia oryzae* Cav. является необыкновенно агрессивным и наносит большой ущерб сельскому хозяйству Индии, Японии, США, Италии, Венгрии и ряда других стран, изучению и классификации этого вида уделялось особенно большое внимание. Ливер (1947) и Аппарао (1955) показали, что при отсутствии в синтетической среде тиамина и биотина у *Piricularia* не было роста и споруляции. Пантотеновая кислота, рибофлавин и никотиновая кислота на рост и споруляцию не влияли. Казалось бы, тиамин является незаменимым и обязательным компонентом синтетической среды при выращивании этого гриба. Однако Оцука (Otsuka и др., 1958) сообщил, что 38 из 47 изученных штаммов *P. oryzae* могли расти на среде, в которой тиамин был заменен никотиновой кислотой. Остальные 9 штаммов хорошо росли на средах с пониженным содержанием тиамина и образовывали заметное количество никотиновой кислоты. Эти наблюдения полностью согласуются с указанием Кохрейна (Cohraine, 1958), который считает, что грибы, не требующие какого-либо из витаминов, сами способны синтезировать его. Вновь синтезируемые витамины обычно появляются в культуральной жидкости (Otsuka, 1957).

По специфическому отношению к тиамину Оцука разделил имеющиеся у него штаммы на 13 групп.

Ревизия положения о незаменимости биотина для роста и споруляции *P. oryzae* исходила также от Оцука (1958).

Он показал, что некоторые штаммы могут расти на аспарагине так же хорошо, как и на биотине; недостаток последнего в среде с успехом восполнялся аспарагином. Некоторые же штаммы совершенно не синтезировали биотина и не нуждались в нем. Другая группа штаммов также не нуждалась в биотине, но не потому, что он не был нужен для их роста, а вследствие того, что они сами синтезировали его.

Способность гриба *P. oryzae* синтезировать тиамин изучалась на фоне различных уровней углеводородного и аминокислотного питания. На синтетическую активность был проверен целый ряд гетеро- и гомотрофичных штаммов. Для количественного

определения синтезированных витаминов применяли микробиологические тесты — чувствительные изоляты *Lactobacillus arabinosis* и *Sacharomyces carlsbergensis*, способные реагировать на ничтожные количества тиамина в среде (Otsuka, 1959).

Благодаря такому тщательному отбору были выявлены неприхотливые штаммы, способные прекрасно расти на средах без биотина и тиамина, что позволило японским исследователям изучать иммунитет риса, применяя патогенные организмы с необыкновенно высокой синтетической активностью.

Оцука (1957) и Сурьянараянан (1958б) показали, что при формировании организма с высокой синтетической активностью особенно резко меняется характер углеводного обмена. Образуются новые продукты типа никотиновой кислоты; обычные пути синтеза смещаются, например синтез яблочной, лимонной и малоновой кислот идет помимо цикла Кребса.

Дифференциация вида проводилась и по ряду других свойств. Так Нейфилд (Neufeld и др., 1956) пытался классифицировать имевшиеся в его распоряжении штаммы по активности полифенолоксидазы мицелия. Это особенно интересно, если учесть, какое внимание уделяется полифенольным соединениям растения риса при изучении его реакции на внедрение *Piricularia*. Обнаружено, например, что токсин, выделяемый грибом, в низких концентрациях стимулировал, а в высоких подавлял рост и дыхание риса. Введение же хлорогеновой кислоты полностью снимало это подавление. По-видимому, угнетающее действие токсина связано с его влиянием на систему полифенолов (Tamari, Kaji, 1955). В дальнейшем было обнаружено, что иммунные сорта риса более устойчивы к токсину, что объясняется присутствием у них хлорогеновой кислоты, обнаруженной in vivo, и усилением синтеза полифенолов, который осуществляется через систему фосфорсодержащих углеводов (Ogasawara, 1957). При возникновении комплекса «хозяин-паразит» активируются как дыхательные системы, так и набор углеводов, вовлекаемых в обмен веществ нового типа. Другой своей стороной углеводный обмен, как мы видели, тесно соприкасается с синтезом витаминов. Поэтому вполне оправданными представляются попытки, предпринимаемые в течение ряда лет, классифицировать *P. oryzae* по реакции на углеводы. Тохинаи (Tochinai, 1940 г.) показал, что часть японских штаммов этого вида использовала глицерин и маннит в качестве единственных источников углерода, но значительно лучше поглощались мальтоза, крахмал, глюкоза и пектин (цитир. по Ramakrishnan, 1948). Иноэ (Inone, 1939 г.) выращивал 21 штамм *P. oryzae* на целлюлозной среде и разделил их по активности в разложении субстрата на сильные, промежуточные и слабые (цитир. по Kulkarni и др., 1959). Кулкарни (Kulkarni и др., 1959) также получил данные о том, что самый вирулентный штамм разлагал целлюлозу наиболее интенсивно. В 1959 г. 45 японских штаммов были разделены по «углеводной шкале». Большая их часть лучше всего использовала глюкозу, сахарозу, мальтозу, фруктозу и лактозу и плохо реагировала на присутствие инозита и солей органических кислот. Однако классификация по «углеводной шкале» оказалась недостаточно четкой.

pH явился также одним из критериев для классификации штаммов вида *P. oryzae*. Нишикадо (Nishikado, 1927), проведя дифференциацию штаммов по реакции на pH установил, что этот показатель может служить критерием патогенности. Основная группа имевшихся в распоряжении Нишикадо штаммов *P. oryzae* росла при pH от 5 до 10, однако высокопатогенные штаммы росли лучше при pH 4,4.

Аппарао (1956) тоже подчеркивал важность pH для метаболизма гриба. Он отметил, что pH — это фактор, резко влияющий на использование азота. Возможно, что низкий pH среды в ряде случаев ответствен за очень слабый рост гриба. Следовало бы грибы классифицировать по их способности поглощать аммонийный и нитратный азот. Дифференциация *P. oryzae* по отношению к источникам азота явилась второй наиболее полной (после дифференциации по витаминам) классификацией внутри этого вида.

Четкому разделению японской коллекции штаммов на группы предшествовало детальное изучение реакции гриба на различные источники азота. Наиболее исчерпывающие сведения по этому вопросу дали Накамура и Симомура (Nakamura и Shimomura, 1953—1959). Основной темой их исследования явилось отношение *P. oryzae* к аминокислотам. Было показано на примере глутаминовой кислоты, что при поглощении аминокислот идет образование α-кето-кислот. Обнаружены пути перехода аминокислот в кетокислоты и закономерности превращения одной аминокислоты в другую. Эти данные согласуются с результатами исследования Аппарао (1956), который отметил, что соли органических кислот стимулировали поглощение грибом ионов аммония. Он полагал, что в теле гриба органические кислоты и аммоний образуют аспарагиновую и глутаминовую кислоты. Таким образом, превращение органических кислот и аммония в аминокислоты и обратный переход аминокислот в кето-кислоты тесно связаны. Активность процессов дезаминирования и переаминирования в организмах грибов разных штаммов впоследствии была использована в качестве критерия при их классификации. Отмечена также связь между восприимчивостью растения и содержанием в нем аминокислот. Так, баланс глутаминовой кислоты в растении является основным регулятором интенсивности поражения грибом *Piricularia* (Apparao, 1956). В период активного развития пирикулярии на рисе деятельность ферментов декарбоксилазы и трансаминазы наиболее велика. Это ведет к нарушению равновесия в расходе и накоплении глутаминовой кислоты у растения. Устойчивость и восприимчивость риса, таким образом, тесно связаны не только с синтезом полифенолов и угле-

водным обменом в растении-хозяине, как это было показано выше, но и с его азотным обменом. Предполагается, что количество растворимых азотистых веществ, образующихся у риса под влиянием гриба строго коррелирует с его агрессивностью (Suryanarayanan, 1958a).

Выяснение различных особенностей азотного обмена паразита и хозяина сочеталось с разведывательными экспериментами с целью предварительной классификации штаммов. Первую попытку в этом направлении сделал Ливер (1947). Он сообщил о результатах изучения влияния целой группы азотистых веществ на рост двух изолятов (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Действие различных источников азота на рост и споруляцию двух изолятов *Piricularia oryzae*

Источник азота	Рост	Количество спор (в тыс. шт./см²)	
		изолят № 1	изолят № 2
Казеин	++++	235	200
Глицин	+++	409	369
Мочевина	+++	110	73
P-NH_2-бензойная кислота	++	0	35
Мочевая кислота	++	78	120
Лимоннокислый кофеин	++	78	32
Хлористый аммоний	+	0	10
Без азота	+	0	37
Гидроксиламин	—	0	0

Из этой таблицы видно, что казеин и глицин являются наилучшими источниками азота для *P. oryzae*, а гидроксиламин и хлористый аммоний подавляют его рост и споруляцию. Следует отметить, что два изученных изолята поразному реагировали на один и тот же источник азота. Этот же автор приводит сведения по споруляции *P. oryzae* на среде с аминокислотами. Изучению подверглись шесть изолятов (табл. 5).

Из пяти изученных источников азота глицин и триптофан проявили себя лучше всего как аминокислоты-дифференциаторы. По данным Кулкарни (1959), который также дифференцировал *P. oryzae* по отношению к аминокислотам, самым плохим аминокислотным источником азота для вирулентного изолята был треонин, а для слабовирулентного — триптофан.

Таким образом, глицин, триптофан и треонин оказались аминокислотами-дифференциаторами, с помощью которых можно наиболее четко выделить сильно и слабо спорулирующие формы. В 1958 г. Оцука опубликовал статью, в которой сообщается, что 45 штаммов были разделены на 10 групп по способности восстанавливать нитраты и размножаться на среде, содержащей триптофан и нитрит натрия.

ТАБЛИЦА 5

Действие различных аминокислот на споруляцию *Piricularia oryzae* (количество спор в тыс. шт./см²)[1]

Источник азота	Субкультуры (изоляты)					
	1	2	3	4	5	6
Казеин	310	247	55	101	203	111
Глицин	213	334	56	99	90	224
Триптофан	83	134	179	56	104	201
Глутаминовая кислота	101	103	128	125	119	120
Лейцин	83	95	129	62	76	132

Особую группу азотсодержащих соединений представляют пуриновые и пиримидиновые основания и фосфатиды. Эти вещества применялись Ливером (1947) для дифференциации четырех основных изолятов гриба. Один из изолятов особенно нуждался в холине, второй в гуанине, а четвертый в ксантине. Ливер указывал на большое значение этих соединений для гриба. Он приводит данные, согласно которым вышеназванные соединения вызывали споруляцию ранее стерильных штаммов.

Оцука (1959) позже установил прямую связь между содержанием нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов и патогенностью *Piricularia*, что подтверждает мнение Ливера о значении компонентов этих соединений.

Следует указать на то, что только в результате описанной выше многолетней работы с *P. oryzae*, зарубежные исследователи получили четко отобранный материал, полностью соответствующий понятию «физиологическая раса».

[1] Таблица приводится с сокращениями. Во всех вариантах, кроме второго, добавлялось немного глицина для улучшения роста.

Стекман (Stakman), установивший этот термин, считает, что физиологические расы могут различаться по интенсивности роста, размерам и окраске (в частности, на искусственной среде), по требованиям к температуре, питанию, по ферментативной активности, устойчивости к pH, ядам, фунгицидам и токсинам, по особенностям образования веществ, токсических для растений, по патогенности и другим свойствам (цитир. по Kulkarni и др., 1959).

Отобранный материал, представленный физиологическими расами с четкими биохимическими признаками, может быть получен на основе их изучения и классификации. Для этого необходимы идентификация и использование большого количества штаммов, выяснение наиболее важных этапов обмена веществ (по которым различаются эти штаммы) и роли отдельных групп соединений в росте и спорообразовании гриба.

Следует еще раз указать, что при проведении этих работ всегда учитывались взаимоотношения растения-хозяина и паразита, что дало экспериментаторам возможность классифицировать не абстрактные единицы, а формы гриба с четко определенными патогенными свойствами.

Заключение

История изучения гриба *Piricularia* интересна как пример глубокого и разностороннего подхода к проблеме иммунитета. При разрешении такой, казалось бы, частной задачи как борьба с этим паразитом, были раскрыты механизмы обмена веществ здорового и больного рисового растения, выявлены физиологическиактивные вещества, возникающие в процессе взаимоотношений гриба и хозяина, подробно изучены основные потребности гриба в питательных веществах. Только благодаря полученному обширному фактическому материалу индийским и японским исследователям удалось успешно классифицировать имеющиеся формы гриба, разделив их на ряд четких групп с более или менее постоянными биохимическими свойствами.

Данная сводка не претендует на полноту изложения. Но нам представлялось важным нарисовать хотя бы в общих чертах картину исследований такого важного и опасного паразита, как пирикулярия. Только глубокое познание всех сторон его жизнедеятельности даст возможность эффективно бороться с распространением вызываемой им болезни риса и болезней других сельскохозяйственных культур.

Выражаю искреннюю благодарность Е. Г. Мининой за ценные советы при работе над этой статьей.

Литература

Абрамов И. И. (1928). Пирикулярный грибок на рисе, ожог риса. Изв. Южно-Уссурийск. отд. Гос. русск. географич. общ., 15. — Apparao A. (1955). Crowth requirements of *Piricularia oryzae*. Curr. Sci., 24, 4. — Apparao A. (1956). The role of pH in nitrogen utilisation by *Piricularia oryzae*. Experientia, 12, 6. — Atkins J. (1956). An outbreak of *Piricularia* on rice in 1955. Plant Dis. Rep., 40, 5. — Beadle G. (1945). Biochemical genetics. Chem. Rev., 37, 15 (цитир. по А. Клювер, К. Ван-Ниль [1960]. Вклад микробов в биологию). — Cohraine V. (1958). Physiology of *Fungi*. — Corbetta G. (1954). Concimazone potassicae azotata e malattie parasitarie del Riso. Riso, 2, 11. — Cralley E., C. Adair. (1942). Rice blast in Arcansas. Plant Dis. Rep., 26. — Kulkarni N., M. Patel и др. (1959). Physiological specialization of *Piricularia oryzae* in India. Poona Agric. College Mag., 49, 4. — Leaver F., J. Leal a. C. Brewer. (1947). Nutritional Studies on *Piricularia oryzae*. Journ. Bact., 54, 4. — Nakamura J., Shimomura. (1953—1959). Biochemical Studies of *Piricularia oryzae*. Bull. Agric. Chem. Soc. Japan, 16—22 (серия статей). — Neufeld H. и др. (1956). Polyphenol oxidase in *Piricularia oryzae*. Abs. in Fed. Proc., Part., I, 15. — Nishikado J. (1827). (Цитир. по K. Ramakrishnan [1948]. Jap. Journ. Bot., 3, 3). — Ogasawara N. (1957). On the biochemical studies of *Piricularia oryzae*. VIII. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, 31, 8. — Otsuka H. и др. (1957). On the biochemical studies of *Piricularia oryzae*. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, 31, 11. — Otsuka H. и др. (1958). On the biochemical studies of *Piricularia orzae*. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan., 32, 8. — Otsuka H. и др. (1959). On the biochemical studies of *Piricularia oryzae*. On the vitamin formation. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, 33, 12. — Otsuka H. (1961). On the biochemical studies of *Piricularia oryzae* (цитир. по рефер. журн. «Биологическая химия» [1961] № 5: 736). — Ramakrishnan K. (1948). Studies on the morphology, physiology and parasitism of genus *Piricularia* in Madras. Ind. Acad. Sci., B, 27, 6. — Suryanarayanan S. (1958a). Mechanism of resistance of paddy (*Oryza sativa*) to *Piricularia oryzae* Cav. Proc. Nat. Inst. Sci. India. 24, 6. — Suryanarayanan S. (1958б). Thimine, its intermediates and growth of *Piricularia* spp. and *Sclerotium oryzae*. Phytopath. zeitschr., 33, 3. — Takachashi J. (1956). Studies the mechanism of resistance of rice plants. . . . Bull. Jamagata Univ. Agric. Sci. 2, 2. — Tamari K. a. J. Kaji. (1954). On the biochemical studies of the blast mould (*Piricularia oryzae*), the causative mould the blast disease of rice plant. I. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, 28, 3. — Tamari K. a. J. Kaji. (1955). On the biochemical studies of the mould. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan., 29, 3. — Tamari K.,

a. J. Kaji и др. (1958). On the biochemical studies of the blast mould. . ., XI. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, 21, 2. — Tamari K. и др. (1960а). Biochemical studies on the blast disease of rice plants. XIV. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, 34, 11. — Tamari K. и др. (1960б). Biochemical studies on the blast disease of rice plants. XVI. Journ. Agric. Chem. Soc. Japan, 34, 11. — Terui M. (1940). Internal formation of conidia of the rice blast fungus. Ann. Phytopath. Soc. Japan, 10, 2—3. — Uehara K. (1958). On the production of phytoalexin by the host plant as a result of interaction between rice plant and the blast fungus. Ann. Phytopath. Soc. Japan, 23, 3. — Vamos R. (1959). «Brusone» disease of rice in Hungary. Plant a. Soil., 11.1. — Watanabe F. (1957). Studies on the vaccine therapeutics of blast disease of rice plants, X. Ann. Phytopath. Soc. Japan, 22. 3. — Weintraub R. и др. (1957). Stimulation of germination of spores of *Piricularia oryzae* by sapogenins. Phytopath., 47, 1. — Weintraub R. и др. (1958). Chemical stimulation of germination of spores of *Piricularia oryzae*. Phytopath., 48, 1. — Yamada H. (1959). The formation of mannitol by *Piricularia oryzae*. Biochem. et biophys. acta, 33, 1.

Институт физиологии растений
Академии наук СССР.
Москва.

(Получено 16 XI 1961)

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Т. П. Петровская-Баранова и Н. В. Цингер

ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФОСФАТАЗ ПЫЛЬЦЫ, ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК И КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ

С 4 рисунками

Опыление и рост пыльцевых трубок оказывает, как известно, весьма большое влияние на обмен веществ пестика: после опыления резко возрастает интенсивность дыхания, изменяется водный режим, усиливается приток в пестик фосфорных соединений и углеводов и т. д. (Бритиков, 1951; Tsan-Hsun, 1951, и др.).

Согласно общепринятым взглядам, пыльцевая трубка осуществляет метаболическое воздействие на ткани пестика, выделяя в них сквозь свою оболочку целый набор разнообразных ферментов, переводящих вещества окружающей среды в усвояемую для пыльцевой трубки форму. Следует отметить, однако, что, несмотря на общепризнанный характер этой концепции, она построена в большой мере на соображениях теоретического характера и косвенных доводах, так как существует пока не столь уж много непосредственных экспериментальных данных, подтверждающих эту точку зрения. Весьма скудны, в частности, и гистохимические исследования в этой области.

Нам удалось выявить при помощи гистохимической методики экстрацеллюлярное поступление кислых фосфатаз из пыльцы и пыльцевых трубок в окружающую их искусственную питательную среду, что позволяет сделать заключение об аналогичном поведении этих ферментов и в естественных условиях — при росте пыльцевых трубок внутри пестика.

Фосфатазы представляют собой, как известно, обширную группу ферментов, гидролизующих сложные эфиры фосфорной кислоты. По оптимуму pH фосфатазы делят на щелочные и кислые. В растительных тканях, в противоположность животным, преобладают кислые фосфатазы.

Мы занимались определением кислых фосфатаз [1] в пыльце и пыльцевых трубках, пользуясь методом Гомори.

Метод Гомори для выявления кислых фосфатаз состоит в следующем (Пирс, 1956). Изучаемые ткани инкубируются при оптимальных условиях температуры и pH в растворе, содержащем глицерофосфат натрия, который вводится в инкубационную смесь в качестве субстрата гидролитической деятельности фосфатаз. Фосфатазы отщепляют от субстрата фосфорную кислоту, которая тут же, в месте своего образования, т. е. в месте локализации фермента, осаждается ионами свинца, присутствующими в инкубационной смеси. Так как образовавшийся нерастворимый осадок фосфата свинца бесцветен, то для визуального его выявления срезы обрабатывают в дальнейшем слабым раствором сернистого аммония. Возникающий при этом сульфид свинца образует хорошо заметный черно-бурый осадок, выпадающий в местах осаждения фосфата свинца и выявляющий таким образом локализацию фосфатаз. Чем темнее окрашивается ткань и чем крупнее выпадающие в ней гранулы сернистого свинца, тем активнее фосфатазы.

Абсолютно необходимым условием применения реакции Гомори является приготовление контрольных препаратов. Контроль осуществляется путем проведения аналогичной процедуры, но при исключении из инкубационной смеси глицерофосфата натрия.

Каждому, кто пользовался описываемым методом, хорошо известно, что при обработке тканей по Гомори темную окраску нередко приобретают не только опытные, но и контрольные препараты. Таким образом, судить о присутствии фосфатаз и об уровне их активности приходится в таких случаях не столько по факту появления окраски, сколько по различию в интенсивности окраски тканей, инкубировавшихся с субстратом и без него.

Причины появления окраски в контрольных препаратах могут быть двоякими. Во-первых, осадок может быть вызван присутствием в тканях так называемых «предсуществующих» фосфатов, т. е. солей фосфорной кислоты, содержащихся в тканях до ин-

[1] По данным биохимии, существует целая группа фосфатаз, проявляющих оптимальную активность ниже 7 pH. Специфичность их по отношению к субстрату остается пока недостаточно изученной (Roche, 1950). Поэтому правильнее говорить в данном случае об определении не кислой фосфатазы, а кислых фосфатаз.

кубации. Во-вторых, — и это обстоятельство является одним из наиболее существенных затруднений при определении фосфатаз по Гомори — ионы свинца, вводимые в инкубационную смесь в виде водорастворимого нитрата свинца, обладают способностью адсорбироваться на некоторых клеточных структурах и при промывке срезов после инкубации нередко удаляются из тканей с большим трудом. Между тем при последующей обработке тканей раствором сульфида аммония последний может вступать в обменную реакцию не только с осажденными свинцом нерастворимыми фосфатами, но и с адсорбированным на тканях нитратом свинца, а это должно приводить к образованию неспецифического осадка, ничем по внешнему виду не отличимого от того, который возникает при взаимодействии сернистого аммония со свинцом фосфатов как «предсуществующих», так и образующихся в результате ферментной реакции. Именно поэтому судить о поведении в изучаемых тканях фосфатаз можно только путем сравнения препаратов, инкубировавшихся с субстратом и без субстрата. При этом приходится как бы «вычитать» неспецифичную окраску контрольных препаратов из окраски, которую дают ткани, инкубированные в реакционной смеси, содержащей глицерофосфат.

При применении метода Гомори следует также иметь в виду, что реакцию на фосфатазы предпочтительно в принципе проводить на живом (нефиксированном) материале, поскольку разного рода фиксации в значительной степени снижают активность ферментов (Пирс, 1956). Это требование, весьма трудно выполнимое при работе с тканями животных, на растительном материале в большинстве случаев вполне осуществимо, и это, в частности, относится и к такому материалу, как пыльца и пыльцевые трубки. Однако есть другое обстоятельство, в силу которого при гистохимическом выявлении фосфатаз мы все же считаем желательным во многих случаях предварительно обрабатывать растительные ткани спиртом. Дело в том, что успешность результатов может зависеть при технике Гомори от взаимодействия двух факторов: с одной стороны, от активности фосфатаз — и с этой точки зрения наилучшие результаты должен давать именно свежий, живой материал, — а с другой стороны, от степени проницаемости изучаемых органов и тканей для веществ, содержащихся в инкубационной смеси; для повышения же проницаемости предпочтительна предварительная фиксация материала.

Для того чтобы определить оптимальное соотношение между этими двумя противоречащими друг другу методическими требованиями мы испробовали различные способы фиксации, стремясь найти оптимальные условия, при которых была бы обеспечена максимальная проницаемость материала при минимальном подавлении активности фосфатаз. В результате мы остановились на пятиминутной обработке растительных объектов, в частности пыльцы и пыльцевых трубок, 50%-м спиртом.

В качестве материала для исследования кислых фосфатаз нами была использована свежая пыльца *Lathyrus odoratus*, а также *Amaryllis* sp. и *Tulipa* sp., культивируемых в открытом грунте и в оранжереях Главного ботанического сада АН СССР. Мы проращивали пыльцу на питательной среде (агар+сахароза), помещенной на чистое покровное стекло. После обработки 50%-м спиртом материал вместе со стеклами погружался в заранее подогретую до 37° инкубационную смесь, в которой и выдерживался при этой же температуре в течение 30 минут.

Полученные нами результаты представлены на микрофото (рис. 1,*а* и *б*). Из сравнения опытного и контрольного препаратов становится очевидным, что пыльца и молодые пыльцевые трубки *Lathyrus odoratus* обладают весьма активными фосфатазами. Черный осадок сульфида свинца сплошь заполняет весь внутренний канал трубок и полость пыльцевых зерен. Бросается в глаза высокая фосфатазная активность пор пыльцы. Они выделяются черными пятнами на общем темном фоне пыльцевого зерна. В контроле (рис. 1, *б*) окраска пыльцевых зерен и трубок выражена значительно слабее: пыльцевые трубки бледно-желтого цвета, цвет пыльцевых зерен не черно-бурый, а желтовато-коричневый. Поры по окраске не выделяются.

На рис. 2, *а* показаны пыльцевые трубки, достигшие уже довольно значительной длины. И здесь, так же как и на рис. 1, *а*, черный осадок сульфида свинца расположен внутри трубок по всей их длине, включая (это следует подчеркнуть) и самые кончики трубок.

Обращает на себя внимание тот факт, что на препарате, инкубированном в растворе, содержавшем глицерофосфат натрия (рис. 1,*а*) черный осадок сульфида свинца не только заполняет пыльцевые зерна и трубки изнутри, но и облепляет их снаружи. Черными гранулами усеян и агаровый субстрат, на котором развивались трубки. Наличие здесь осадка вне пыльцевых трубок при отсутствии его на контрольном препарате (рис. 2, *б*) свидетельствует о том, что пыльцевые зерна и трубки выделяют кислые фосфатазы в окружающую среду, т. е. фосфатазы играют здесь роль ферментов экстрацеллюлярного действия.

Наиболее эффектные результаты, ярко демонстрирующие экстрацеллюлярный характер действия кислых фосфатаз, дали пыльцевые зерна и трубки *Lathyrus odoratus*. Подобные же, хотя и менее демонстративные, картины были получены нами для пыльцы и пыльцевых трубок *Amaryllis* и *Tulipa*. Проросшие пыльцевые зерна *Amaryllis*, разбросанные по агару небольшими группами, были окружены широким коричневым ореолом, бледнеющим к периферии (крупных гранул сульфида свинца в этом случае не наблюдалось). На контрольных препаратах коричневая окраска отсутствовала. Слабо выраженный, но тем не менее несомненный коричневый осадок, отсутствующий в контроле, дала и пыльца *Tulipa*.

С методической стороны весьма важно подчеркнуть, что по вопросу о характере действия и локализации фосфатаз пыльцы и пыльцевых трубок в литературе существуют данные, противоположные нашим. Так, в работе Хекель (Haeckel, 1951) сообщается, что кислая фосфатаза пыльцы и пыльцевых трубок представляет собой исключительно внутриклеточный фермент и в окружающую среду отнюдь не выделяется. Попутно в статье отмечается, что кислая фосфатаза не дает реакции в кончиках пыльцевых трубок, а обнаруживается гистохимически только в вышележащих их участках, куда фермент, по мнению автора, проникает из пыльцевых зерен (отсюда следует, по-видимому, что плазма пыльцевых трубок фосфатаз не синтезирует).

Несовпадение наших данных с данными Хекель особенно настораживает в связи с тем, что и она и мы пользовались одной и той же методикой, именно методикой Гомори.

В чем же причины тех несовпадений в экспериментальных данных, которые привели Хекель и нас к различным выводам?

Оставляя в стороне вопрос о влиянии на результаты эксперимента более или менее удачного подбора материала, следует признать, что основные причины наших рас-

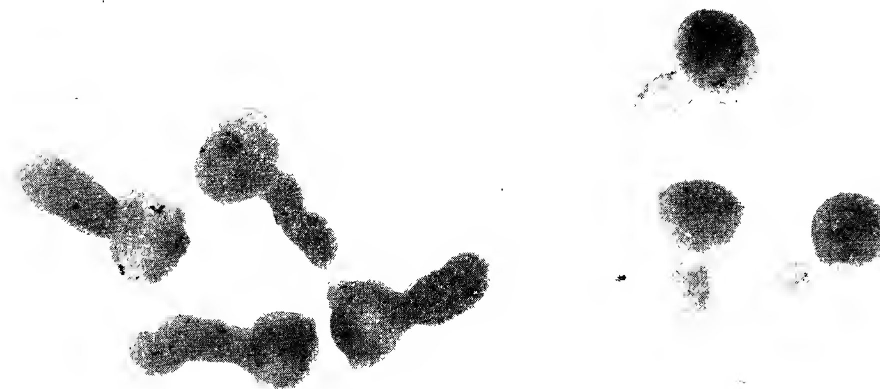


Рис. 1. Кислые фосфатазы в начинающей прорастать пыльце *Lathyrus odoratus*. (Увел. 240).

а — опыт; *б* — контроль.

хождений заключаются в некоторых деталях методики, казалось бы, незначительных, но в действительности имеющих принципиальное значение.

Одна из первых причин касается способа фиксации материала. Как уже было сказано выше, мы пользовались в своей работе свежим материалом, который подвергали весьма осторожной фиксации — исключительно в целях повышения проницаемости. Хекель фиксировала свой материал в ацетоне и нисходящей серии спиртов, что несомненно должно было отразиться на активности фосфатаз; по данным Пирса (1956) 24-часовая фиксация в холодном ацетоне снижает активность кислых фосфатаз на 80%. Но дело не только в самих фосфатазах. Секреторная деятельность клеток и тканей не может осуществляться без значительных энергетических затрат, связанных с функционированием окислительных ферментов. Между тем фиксация в ацетоне подавляет активность сукцинидегидразы на 40%, а активность цитохромаксидазы она низводит почти до нуля. Немудрено, что после такой обработки экстрацеллюлярная секреция фосфатаз на препаратах Хекель должна была резко снизиться или даже вообще прекратиться.

Любопытно, однако, что даже в таких неблагоприятных для деятельности ферментов условиях на среде, окружающей пыльцевые трубки, Хекель все же наблюдала темный осадок, правда, слабо выраженный. Появление этого осадка вне трубок она объяснила диффузией из трубок наружу фосфата свинца, образовавшегося в процессе ферментной реакции во время инкубации. Между тем такого рода диффузия весьма мало вероятна, ибо фосфат свинца при pH ниже 7 нерастворим, и на этой нерастворимости базируется, по существу, идея реакции Гомори; говорить же о возможности проникновения сквозь оболочку трубки относительно крупных твердых частиц, конечно, не приходится.

Итак, применяя метод фиксации, купирующий секреторную активность пыльцы и пыльцевых трубок, Хекель пришла к выводу, что кислые фосфатазы являются исключительно внутриклеточными ферментами. Такая характеристика фосфатаз находится в противоречии не только с нашими данными, но и с данными Е. И. Ратнера и С. А. Самойловой (1955), относящимися, правда, не к пыльцевым трубкам, а к корням. Поль-

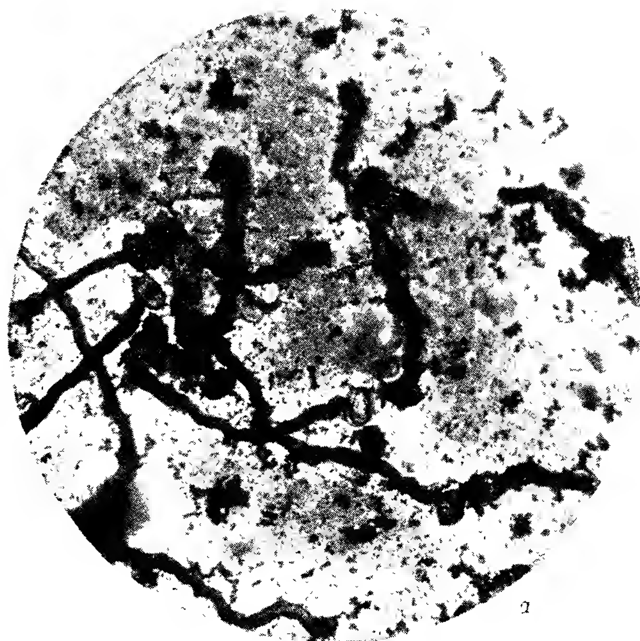




Рис. 2. Кислые фосфатазы в пыльцевых трубках *Lathyrus odoratus* на более позднем этапе развития, по сравнению с рис. 1. (Увел. 80).
а — опыт; *б* — контроль.

зуясь методом чистых культур, Ратнер продемонстрировал факт экстрацеллюлярной секреции фосфатаз из корней в окружающую их среду.

Совпадающие результаты получили и мы, обрабатывая по методу Гомори корни проростков пшеницы с предварительным воздействием на них 50%-м спиртом. Мы погружали корни в инкубационную смесь, не отрезая их от зерновки, для того чтобы избежать поступления в окружающую жидкость из разрезанных клеток внутриклеточных фосфатаз и таким путем исключить возможность адсорбции на корнях суспензированного в инкубационной смеси твердого осадка фосфата свинца, который мог бы образоваться при этих условиях. Зерновку и побег мы помещали в этом опыте выше уровня жидкости.



Рис. 3. Кислые фосфатазы в корне пшеницы. (Увел. 50).
а — опыт; *б* — контроль.

На рис. 3, *а* изображен корень пшеницы, выдержанный в инкубационной смеси с глицерофосфатом натрия. Как видно из этого микрофото, корневые волоски усыпаны снаружи гранулами черного сульфида свинца, тогда как на контрольном препарате, инкубировавшемся без субстрата (рис. 3, *б*), такие гранулы отсутствуют (сам корень на контрольном препарате дал весьма слабую реакцию на фосфатазы — он был прозрачно-желтоватым; темная окраска корня из микрофото является не результатом интенсивной реакции на фосфатазы, а следствием большой оптической плотности корня).

Эта картина может расцениваться как наглядное подтверждение высказанного Ратнером предположения, что для корней особенно характерна поверхностная ферментативная активность, осуществляющаяся в зоне непосредственного контакта корня с субстратом.

Весьма показательным «естественным» контролем к экстрацеллюлярной активности корневых волосков служит тот факт, что черные гранулы осадка облепляют снаружи только функционирующие волоски всасывающей зоны корня. Вышележащие корневые волоски, уже «отслужившие свой срок» и потерявшие способность к гаусторально-секреторным функциям (рис. 4), свободны от осадка, хотя они находились в тех же условиях инкубации, как и функционирующие волоски.

В общих чертах, картина экстрацеллюлярной секреции фосфатаз корневыми волосками, с одной стороны, и пыльцевыми трубками, с другой, аналогична.

Следует разобраться еще в вопросе о том, почему на препаратах Хекель не выявляется присутствия фосфатаз в кончиках пыльцевых трубок, тогда как на наших препаратах в них всегда ясно обнаруживается черный осадок сульфида свинца.

Причина этого несовпадения заключается, по-видимому, в следующем. Как уже указывалось выше, метод фиксации, которым пользовалась Хекель, оказывал угнетающее действие на активность фосфатаз. Однако в пыльцевом зерне и в большей части трубки фосфатазы, как это видно из препаратов Хекель, все же сохраняли при этом уровень активности, достаточный для возникновения в условиях реакции Гомори черного осадка сульфида свинца. Неполная инактивация фосфатаз в пыльцевом зерне и в трубке (за исключением ее кончика) может быть объяснена в этом случае сравнительно плотным строением оболочек, замедляющим проникновение в плазму фиксирующих жидкостей. Что же касается кончика пыльцевой трубки, то, по полученным нами данным (Цингер и Петровская, неопубликованные материалы), оболочка его отличается гораздо более рыхлым строением и повышенной проницаемостью, чем обеспечивается беспрепятственное проникновение фиксаторов в плазму и, соответственно, полная или почти полная инактивация фосфатаз, приуроченных к кончику трубки.

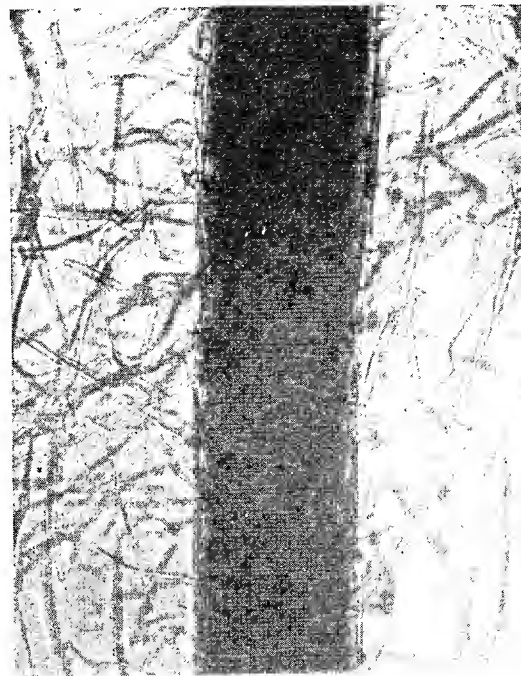


Рис. 4. Отрицательная реакция Гомори на кислые фосфатазы в нефункционирующих корневых волосках пшеницы. (Увел. 100).

Необходимо подчеркнуть, что высокая фосфатазная активность была обнаружена нами в кончиках пыльцевых трубок не только по методу Гомори, но и методом Грогга и Пирса (Пирс, 1956) с применением в качестве субстрата α-нафтилфосфата и последующим образованием окрашенных диазотатов.

Напомним в заключение, что в работе Хекель имеются указания на то, что в плазме растущей пыльцевой трубки фосфатазы не синтезируются заново, а только перемещаются в канал трубки из пыльцевого зерна, при этом — независимо от плазмы. Наши наблюдения не подтверждают этих данных, а общетеоретические соображения не дают аргументов в их пользу. Правда, по мере роста пыльцевой трубки происходит постепенное истощение содержимого пыльцевого зерна, которое опустошается, отдавая пыльцевой трубке содержащиеся в нем питательные вещества. Возможно, что на ранних этапах развития трубки происходит и непосредственное перемещение в нее плазмы пыльцевого зерна, но на более поздних стадиях развития рост пыльцевой трубки несомненно является самостоятельным процессом, осуществляющимся главным образом за счет веществ окружающей среды. Рост же представляет собой целый комплекс синтетических реакций, катализируемых разнообразными ферментными системами. В этот комплексный процесс входит и новообразование самих ферментных молекул, и, по существу, нет никаких оснований исключать из физиолого-биохимических функций растущей пыльцевой трубки и новообразование фосфатаз.

Остается сказать несколько слов о физиологической роли фосфатаз. В настоящее время установлено, что фосфатазы, помимо гидролитических функций, способны осуществлять также трансферазные, следовательно — синтетические функции (London a. Hudson, 1955). Однако ход физиологических процессов, связанных в живом организме с этой разносторонней деятельностью фосфатаз, в деталях еще не прослежен. Наши наблюдения показывают, что наивысшая активность внутриклеточных фосфатаз судя по интенсивности реакции, сосредоточена в молодой растущей зоне корешка — факт, указывающий на активное участие фосфатаз в процессах роста. Других, более определенных заключений относительно функций внутриклеточных фосфатаз на основании нашего материала сделать нельзя.

Легче поддается истолкованию физиологическая роль экстрацеллюлярных фосфатаз (рис. 2, *а*; 3, *а*). И корни и пыльцевые трубки в процессе своего роста и развития черпают питательный материал из окружающей среды: корни — из почвы, пыльцевые

трубки — из тканей пестика. Фосфорные же соединения могут присутствовать и там и тут не только в форме легко усваиваемых растениями минеральных солей, но и в виде органических веществ, в первую очередь — разнохарактерных эфиров фосфорной кислоты. Такие эфиры содержатся как в живых тканях пестика, так и в органических остатках, с которыми корню приходится сталкиваться при его продвижении в толще почвы. Выделяемые пыльцевыми трубками и корневыми волосками экстрацеллюлярные фосфатазы гидролизуют фосфорные эфиры, переводя их в вещества, легче поддающиеся усвоению. По-видимому, фосфаты, появляющиеся в среде благодаря гидролитической активности экстрацеллюлярных фосфатаз, усваиваются как пыльцевыми трубками, так и корневыми волосками непосредственно. Что же касается спиртового компонента фосфорных эфиров, то, насколько нам известно, не имеется пока определенных данных о том, усваиваются ли они пыльцевыми трубками и корневыми волосками как таковые или подвергаются предварительно дальнейшим превращениям.

Выводы

1. В пыльце и пыльцевых трубках *Lathyrus odoratus*, *Amaryllis* sp. и *Tulipa* sp. гистохимические исследования с помощью метода Гомори показали присутствие кислых фосфатаз. В пыльцевых зернах особенно ярко выражена фосфатазная активность пор. Пыльцевые трубки дают реакцию на кислые фосфатазы по всей своей длине — от пыльцевого зерна до кончика трубки включительно.

2. Кроме внутриклеточной фосфатазной активности, обнаружена экстрацеллюлярная секреция кислых фосфатаз из пыльцевых зерен и трубок в окружающую искусственную питательную среду. Это дает основание считать, что и в естественных условиях происходит выделение кислых фосфатаз из пыльцевых зерен и трубок в ткани пестика. Тем же гистохимическим методом обнаружена экстрацеллюлярная секреция кислых фосфатаз из корневых волосков пшеницы.

Литература

Бритиков Е. А. (1951). О влиянии опыления на обмен веществ в пестике кукурузы. ДАН СССР, LXXVIII, 5. — Пирс Э. (1956). Гистохимия. — Ратнер Е. И. и С. А. Самойлова. (1955). Внеклеточная фосфатазная активность корней. Физиолог. раст., 2, 1. — Haeckel A. (1951). Beitrag zur Kenntnis der Pollenfermente. Planta, 39, 5. — London M., P. B. Hudson. (1955). Identity of phosphotransferase and phosphomonoesterase of human prostate and of sera from patients with prostate cancer. Biochim. et biophys. acta, 17, 4. — Roche J. (1950). Phosphatases. The Enzymes, VI. — Tsan-Hsun Hsiang. (1951). Physiological and biochemical changes accompanying pollination in orchid flowers. I. General observations and water relations. Plant Physiol., 26, 3.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 12 V 1960).

З. В. Николаева

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ У ЯСЕНЕЙ

С 5 рисунками

Состояние и развитие генеративной сферы у интродуцируемых растений заслуживает большого внимания, поскольку от этого зависит возможность их репродукции, распространения и гибридизации.

Предлагаемое исследование посвящено микроспорогенезу у ясеней — вопросу не затронутому до сих пор в литературе за исключением краткого замечания О. В. Вальцовой (1957) о том, что у *Fraxinus excelsior* L. тип образования пыльцы симультанный: то же для *F. velutina* Torr. отмечает Копеланд (Copeland, 1960).

Материалом для нашей работы послужили 12 видов ясеней[1] из дендропарка Ботанического сада Академии наук Узбекской ССР в Ташкенте, представляющие интерес для интродукции в условия среднеазиатских республик (см. таблицу).

Наблюдения проводились в течение 1960 и 1961 гг. Начиная с января 1960 г. цветочные почки фиксировали по Карнуа. Толщина микротомных срезов составляла 10—15 μ. Препараты окрашивались гематоксилином Эрлиха, а также обрабатывались по Фёльгену. Реакция по Фёльгену была слабой, но при подкраске гематоксилином

[1] Проверка видовой принадлежности коллекции ясеней Ботанического сада АН Уз. ССР, достигших плодоношения, произведена А. А. Абдурахмановым (1959).

Систематическое положение исследованных видов *Fraxinus* и их происхождение

Секция	Подсекция	Исследованные виды	Родина
Ornus DC.	*Orneaster* Koehne et Lingelsh.	1. *F. ornus* L.	Средиземье.
	Melioides Endl.	2. *F. americana* L.	Северная Америка.
		3. *F. lanceolata* Brokh.	
		4. *F. pennsylvanica* Marsh.	
		5. *F. toumeyi* Britt.	
		6. *F. velutina* Torr.	
		6а. *F. velutina* Torr. f. *glabra* Rehd.	
Fraxinaster DC.	*Bumeloides* Endl.	7. *F. excelsior* L.	Европа. Средняя Азия. Северная Америка.
		8. *F. oxycarpa* Willd.	
		9. *F. pallisae* Willm.	
		10. *F. potamophylla* Herd.	
		11. *F. syriaca* Boiss.	
		12. *F. quadrangulata* Michx.	

Эрлиха картина значительно улучшалась. Все рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата.

Анализ препаратов показал, что у всех 12 видов ясеней тычинки построены типично. Микроспорангиев 4. Закладка археспория у американских видов происходит в летне-осенний период, у среднеазиатских и европейских, за исключением *F. ornus*, в осенне-зимний. У *F. ornus* археспорий дифференцируется к середине зимы. Спорогенная ткань, заполняющая внутреннюю часть пыльников, состоит из мелких клеток, имеющих величину около 14 μ. К моменту созревания материнские клетки микроспор достигают 24 μ. Археспорий у всех исследованных видов ясеней многорядный (рис. 1). Стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, одного слоя клеток эндотеция, 3—5 средних слоев и тапетума. Тапетум секреторного типа. Вначале он плотно прилегает к археспориальной ткани. Его клетки заполнены густой цитоплазмой, довольно крупные и содержат по 1—2 ядра. Позднее ядра интенсивно делятся; деления их митотические, причем фазы хорошо различимы. Обращают на себя внимание различия по размерам веретен и количеству хроматина (хромозом), особенно заметные в период мета- и анафазы. Клетки зрелого тапетума обычно содержат по несколько ядер; их — 2—3, если ядра крупные, и много, — до 8, если мелкие. По мере развития спорогенной ткани изменяется и тапетум (рис. 2). В клетках молодого тапетума ядра имеют вид покоящихся с сетчатой структурой. Позднее структура становится зернистой, причем зернышки хроматина распределяются по периферии ядра. Тапетум дегенерирует только к моменту образования тетрад микроспор. Деление ядер тапетума можно наблюдать даже в клетках, близких к дегенерации. Оно продолжается на протяжении всего хода мейоза.

Образование материнских клеток микроспор у разных видов ясеней происходит в различные сроки. Но они могут изменяться и у одного вида в зависимости от погодных условий данного года и от времени закладки цветочных почек в предыдущем году. Так, в 1960 г. самое раннее образование материнских клеток микроспор (19 января!) было отмечено для среднеазиатского вида *F. syriaca*, тогда как у средиземноморского *F. ornus* оно наступило лишь в конце апреля. В 1961 г. сроки мейоза у *F. syriaca* и *F. ornus* несколько сблизились. Мейоз наступил у первого в начале февраля, а у второго в начале апреля. Подобные сдвиги можно объяснить тем, что теплые январские дни 1960 г. ускорили развитие раннецветущего *F. syriaca* и, по-видимому, не оказали воздействия на состояние археспория позднецветущего *F. ornus*. Последовавшие за теплыми днями два мартовских заморозка задержали наступление мейоза у *F. ornus*.

Эти особенности весны 1960 г. в свою очередь, очевидно, сказались и на сроках летней закладки цветочных почек у данных видов, что могло повлиять также на их последующее развитие. Несмотря на то, что зима 1960/61 г. была теплой и весна 1961 г. ранней, мейоз у *F. syriaca* в 1961 г. по сравнению с 1960-м несколько запоздал. В то же время теплые весенние дни без резких понижений температуры ускорили развитие всех позднецветущих видов, в том числе и *F. ornus*; мейоз у него наступил на 10—14 дней раньше.

Мейоз у всех исследованных нами видов ясеней, в какие бы сроки он ни происходил, в общих чертах протекал сходно. Его типичный ход изображен на рис. 3.

Стадии профазы проходят синхронно в пределах всего пыльника. Начиная с метафазы 1-го деления мейоза у некоторых ясеней отмечается довольно сильная асин-

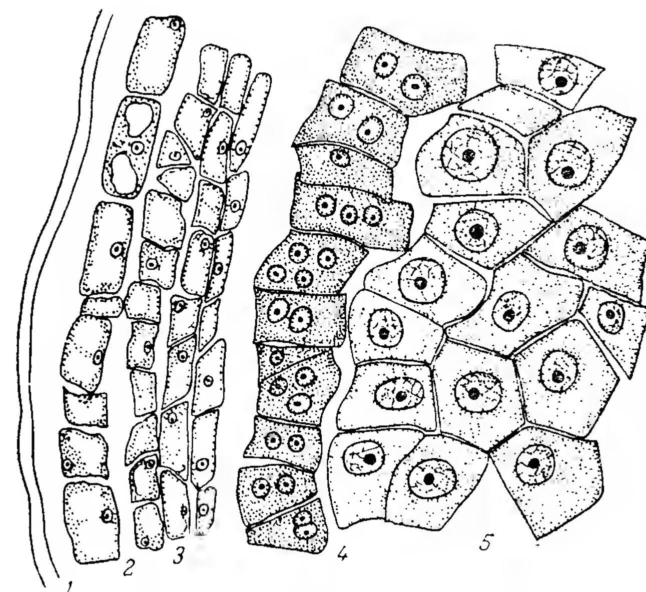


Рис. 1. Поперечный срез пыльника *Fraxinus syriaca* Boiss.

1 — эпидермис; *2* — эндотеций; *3* — средние слои; *4* — тапетум; *5* — спорогенная ткань.



Рис. 2. Тапетум на различных стадиях развития.

1 — начало мейоза в материнских клетках пыльцы; *2* — конец первого деления мейоза; *3* — конец второго деления мейоза.

хронность. Так, у *F. potamophylla*, *F. syriaca*, *F. excelsior* и *F. ornus*, начиная с метафазы 1-го деления и кончая образованием тетрад ядер, мы наблюдали в пределах одного пыльника все фазы деления. У *F. americana*, *F. pennsylvanica* и *F. velutina* f. *glabra* асинхронность выражена несколько меньше и отмечена только при 2-м делении мейоза. С другой стороны, почти без нарушений, синхронно, оба деления мейоза проходят у *F. toumeyi*, *F. lanceolata*, *F. velutina* (гибридная), *F. oxycarpa* и *F. pallisae*.

Все последующие фазы 1-го деления мейоза у ясеней проходят нормально. Для метафазы и анафазы характерно весьма сближенное, компактное, расположение хромозом. Слившееся у полюсов в темные сгустки хроматиновое вещество, в телофазе дает начало ядрам. Перегородка между ядрами не закладывается, так что диады клеток в результате 1-го деления мейоза не образуются. Ядра диады некоторое время имеют тонконитчатую структуру (рис. 3, *11*). 2-е деление мейоза наступает непосредственно

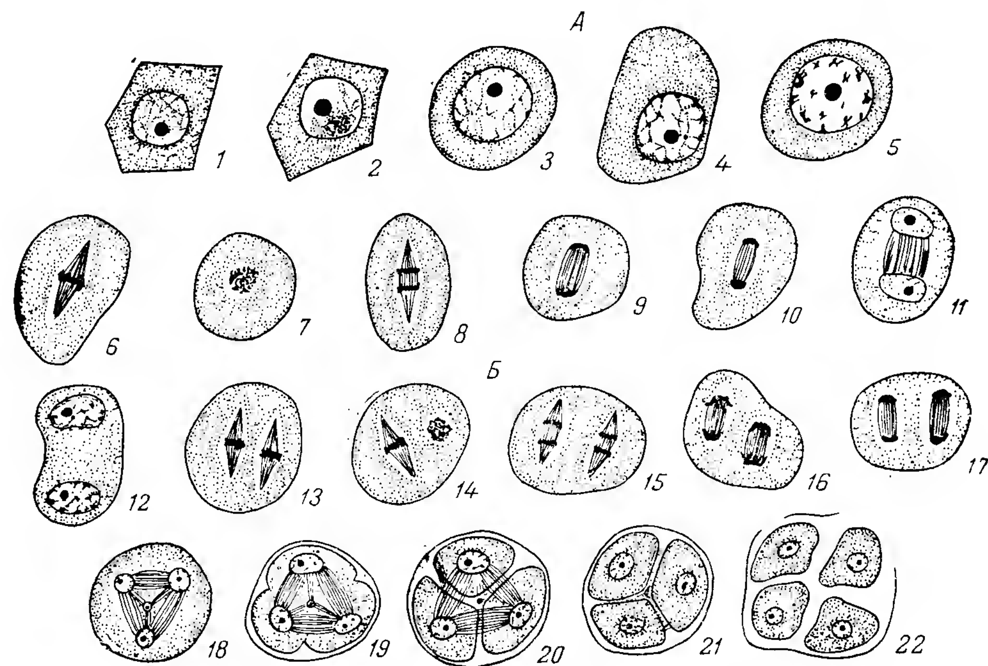


Рис. 3. Мейоз у *Fraxinus syriaca* Boiss. (Увел. 420).
А — 1-е деление (*1—11*); *Б* — 2-е деление (*12—22*).

за первым. Его начало можно уловить по изменению структуры ядер (рис. 3, *12*), которая из тонконитчатой переходит в узловато-толстонитчатую.

В метафазе (рис. 3, *13—14*) 2-го деления ахроматиновые веретена выражены также очень хорошо. Расположение их может быть параллельным, взаимно-перпендикулярным и последовательным. Так же, как и при первом делении мейоза расхождение хромозом происходит одновременно компактными группами (рис. 3, *15*). В анафазе хромозомы как бы слиты, и только по их выдающимся к центру концам можно судить, что телофаза еще не наступила. Телофаза 2-го деления характеризуется образованием четырех сильноокрашенных сгустков хроматинового вещества (рис. 3, *17*). Образовавшиеся ядра постепенно приобретают типичную структуру, появляется ядрышко. Ядра в микроспороцитах расположены относительно друг друга различно — тетраэдрически, квадратно, Т-образно и линейно (с их расположением связан и тип тетрад, но подробнее на этой особенности ясеней мы остановимся ниже). Все ядра соединены фрагмопластами (рис. 3, *18*).

Следующий этап в развитии микроспороцитов — это появление разделяющих борозд (рис. 3, *19*) и их последующее углубление вплоть до разделения содержимого клетки на четыре части. В числе особенностей ясеней в данном случае следует отметить длительное сохранение фрагмопластов, которые соединяли ядра молодой тетрады даже после того как протоплазма микроспороцита разделилась и обособилась вокруг каждого из ядер (рис. 3, *20*), образуя четыре микроспоры.

Как видно из изложенного, типичным для ясеней является симультанный тип микроспорогенеза.

Уже выше мы обратили внимание на наличие у ясеней тетраэдрического, квадратного, Т-образного и линейного расположения микроспор в тетрадах (рис. 4). Наиболее

часто у всех исследованных нами видов встречается перпендикулярное расположение веретен, приводящее к тетраэдрическому расположению микроспор в тетрадах (рис. 4, *А*—$А_1$). Довольно часто веретена располагаются параллельно, что приводит к образованию квадратных тетрад (рис. 4, *Б*—$Б_1$). Однако ни один из этих типов не является характерным для какого-либо одного вида. Как правило, у всех видов ясеней в пыльцевых мешках отмечается одновременное образование и наличие тетраэдрических и квадратных тетрад. Крестообразные (рис. 4, *В*—$В_1$) и Т-образные (рис. 4, *Г*—$Г_1$) встречаются реже; их наличие, наряду с тетраэдрическими и квадратными, было отмечено нами у *F. lanceolata* и гибрида *F. velutina*.

Линейные тетрады встречаются еще реже, но всегда наряду с тетраэдрическими и квадратными. Их мы обнаружили у *F. toumeyi* (рис. 4, *Д*—$Д_1$).

При изучении микроспорогенеза у ясеней мы встретились с картинами, на которые пришлось обратить особое внимание. Хотя процесс редукционного деления у всех 12 исследованных видов в общих чертах происходит одинаково, однако в его ходе, начиная с метафазы 1-го деления, в некоторых микроспороцитах наблюдались отклонения. Таковы, например, ускорение или отставание отдельных или нескольких хромозом при переходе от метафазы к анафазе (рис. 5, *1—5*). Были отмечены случаи, как бы

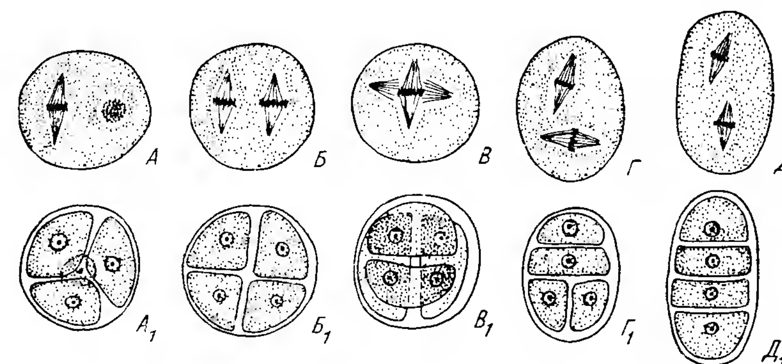


Рис. 4. Различное расположение веретен во время 2-го деления мейоза (*А*—*Д*) и соответственные типы тетрад микроспор ($А_1$—$Д_1$) (подробнее в тексте).

россыпи хромозом по всему веретену (рис. 5, *3*). В анафазе, когда основная масса хромозом уже отошла к полюсам, одна, две, несколько, а иногда очень много хромозом еще двигались по нитям фрагмопластам и находились на самых различных расстояниях от полюсов (рис. 5, *5*).

Аналогичные картины для метафазы и анафазы были обнаружены и во 2-м делении мейоза (рис. 5, *6—10*).

Картины подобных отклонений от нормального хода мейоза были встречены у всех исследованных видов даже в пределах одного пыльника наряду с нормально развивающимися микроспороцитами и очень четкими веретенами.

В числе отклонений от нормального хода мейоза нами были отмечены следующие: слияние основной массы хромозом в темноокрашенный сгусток у полюсов, в то время как по одну или по обе стороны от него располагается по нескольку или по одной свободно лежащей хромозоме (рис. 5, *11—12*); наличие в одной оболочке микроспороцита двух гаплоидных микроспор и одной в два раза большей двуядерной клетки (рис. 5, *13*); наличие двух крупных одноядерных и двух двуядерных клеток (рис. 5, *14—16*). Эти картины мы наблюдали у *F. lanceolata*, *F. velutina* (гибридный) и *F. toumeyi*.

У *F. toumeyi* (рис. 5, *17—18*) в оболочке микроспороцита мы наблюдали по 5—6 клеток самой различной величины. У *F. americana* (рис. 5, *19—22*) были отмечены микроспороциты в два раза большей величины, чем все остальные, и у него же — тетрады из диплоидных ядер, вдвое более крупных, чем в соседних микроспороцитах.

Впервые мы отметили картины отклонений в мейозе у ясеней, исследуя материал 1960 г. Весна этого года отличалась переменной погодой, а в период микроспорогенеза произошло резкое понижение температуры. Естественно возник вопрос, не явились ли описанные отклонения результатом воздействия низких температур и температурных скачков.

Однако наше предположение отпало при исследовании материала, собранного весной 1961 г. Эта весна была ровной и теплой, без резких температурных скачков, но мы у тех же видов обнаружили сходные картины нарушений в ходе мейоза, что и в 1960 г. Остается описанные для интродуцированных видов отклонения связать с резким воздействием новых условий и с возможным гибридным происхождением материала, полученного из других ботанических садов; у среднеазиатских, рано-

цветущих видов подобные отклонения можно связать и с неустойчивостью погодных условий в период медленно протекающего у них микроспорогенеза, а у всех видов — также с перекрестноопыляемостью ясеней.

На основании проведенных нами исследований микроспорогенеза у 12 видов ясеней в условиях ташкентского оазиса отмечены его следующие характерные черты: 1) процесс микроспорогенеза у различных видов ясеней проходит в разные сроки в зависимости от наследственных особенностей растений, а также от погодных условий в период микроспорогенеза и во время закладки почек в предыдущем году; 2) археспорий многорядный во всех случаях; 3) тапетум железистого или секреторного типа: 4) тип развития пыльцы одновременный или симультанный; 5) расположение микро-

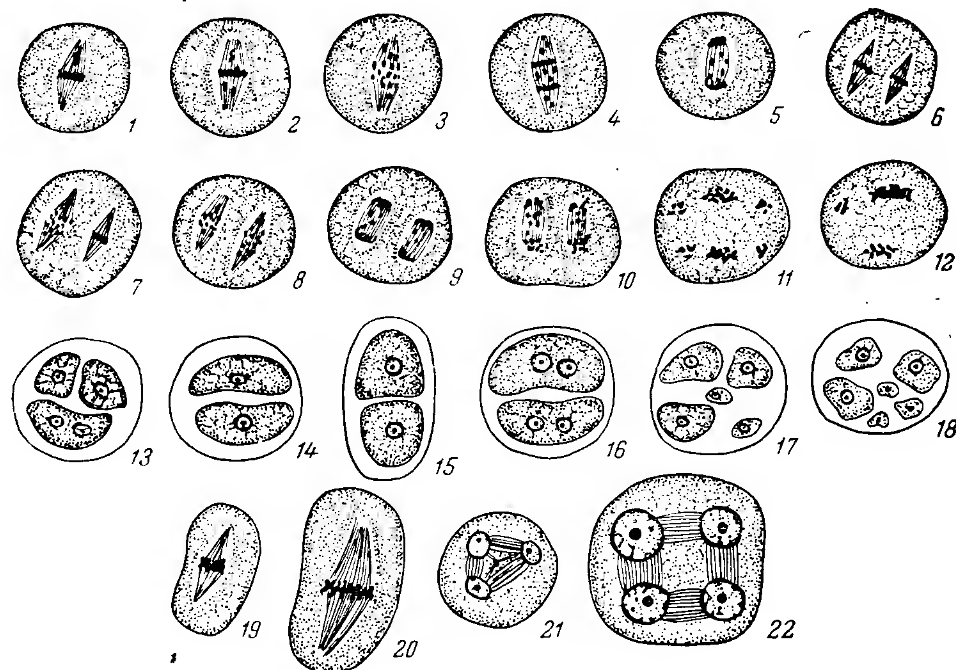


Рис. 5. Отклонения от нормального хода мейоза у ясеней. (Увел. 420).

1—10 — F. syriaca Boiss. — выбросы, отставание, россыпи хромозом на различных фазах; *11—12 — F. pennsylvanica* Marsh. — нарушение 2-го деления мейоза, приводящее к образованию либо 6 ядер (2 крупных и 4 мелких), либо трех; *13 — F. toumeyi* Britt. — «триада» — 2 одноядерные микроспоры и 1 двуядерная; *14—15 — F. toumeyi* Britt. — диады с одноядерными клетками; *16 — F. toumeyi* Britt. — диада с двуядерными клетками; *17—18 — F. toumeyi* Britt. — пентада, гексада клеток, возникшие в результате нарушений 2-го деления, подобных фиг. *11*; *19—20 — F. americana* L. — нормальная метафаза 1-го деления и метафаза в тетраплоидной материнской клетке пыльцы; *21—22 — F. americana* L. — тетрады гаплоидных и диплоидных ядер микроспор.

спор в тетрадах чаще тетраэдрическое, реже квадратное, но второе встречается всегда одновременно с первым; наряду с тетраэдрическими и квадратными встречаются Т-образные и линейные тетрады.

Литература

Абдурахманов А. А. (1959). К систематике рода *Fraxinus* L. ДАН Уз. ССР, 7. — Вальцова О. В. (1957). Биология цветения и эмбриология некоторых видов ясеня. Диссерт., М. — Copeland H. F. (1960). The reproductive structures of *Fraxinus velutina* (*Oleaceae*). Madroño, 15, 6 : 161—172.

Ташкентский государственный университет им. В. И. Ленина.

(Получено 3 I 1962).

Е. А. Мирославов

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ КСЕРОМОРФНОГО СТРОЕНИЯ ЭПИДЕРМИСА ЛИСТА РЯДА ЗЛАКОВ

С 2 рисунками

Выявление особенностей строения растений, произрастающих в засушливых условиях, помогает вскрывать пути приспособления растительных организмов к засухе. Данному вопросу посвящена большая литература. Изучены многие черты ксероморфного типа строения растений. К этим чертам, в частности, относится и утолщенность наружных оболочек эпидермиса.

В настоящем исследовании делается попытка показать, что у злаков в засушливых местообитаниях наряду с утолщением внешних оболочек эпидермальных клеток происходит и усиление их пористости. На наличие пор в наружных стенках клеток эпидермиса имеется ряд указаний (Ambronn, 1884; Александров и Александрова, 1940; Петрова, 1958). Однако в этих работах пористость наружных стенок эпидермальных клеток никак не связывается с условиями внешней среды. Пытаясь выявить характер пористости эпидермальных клеток некоторых злаков, растущих в условиях пониженной влажности, мы сопоставляли строение эпидермисов одних и тех же или родственных видов, выросших в различных экологических условиях. В качестве объектов были взяты *Bromus inermis* Leyss., *Agropyrum repens* (L.) P. B., *Festuca ovina* L., собранные в Ленинградской области, и *B. inermis*, *A. repens*, *Festuca sulcata* Hack., произрастающие в Центральном Казахстане. Кроме того, изучался эпидермис листьев *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth, *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Stipa kirghisorum* P. Smirn., *S. sareptana* Becker, *S. capillata* L. *S. orientalis* Trin. и *S. lessingiana* Trin. et Rupr., растущих в районе Жана-Арка Карагандинской области. При исследовании эпидермиса пырея ползучего и костра безостого брался второй лист от основания стебля. В остальных случаях изучались самые нижние листья. Эпидермис мы сдирали препаровальной иглой с нижней стороны листа, в его середине, между центральной жилкой и краем листовой пластинки. Исследование проводилось с помощью микроскопа МБИ-2. В сомнительных случаях применялся фазовоконтрастный микроскоп. Поры подсчитывались в наружных стенках клеток эпидермиса, расположенных между жилками.

При сопоставлении эпидермиса листа костра безостого, выросшего в мезофильных условиях, с эпидермальными клетками растений данного вида, приуроченных к засушливым областям, выявляются очень резкие различия. Эпидермис листа костра безостого, собранного в саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), тонкостенный. Толщина его наружных оболочек достигает всего 11±1 μ. Пористость эпидермальных клеток выражена чрезвычайно слабо. При этом наружные оболочки эпидермиса вообще не имеют пор за исключением клеток, расположенных над жилками (рис. 1, *А*, *а*). Эпидермальные клетки листа костра безостого, произрастающего в условиях Центрального Казахстана, очень сильно утолщены (24±1 μ). Их радиальные стенки сплошь пронизаны крупными порами. Большое количество (910±114 на 1 мм^2) хорошо выраженных пор имеется и в наружных стенках клеток эпидермиса, расположенных не только над жилками, но и над мезофиллом листа (рис. 1, *Б*, *б*). Такие же различия выявляются и при сравнительном изучении строения эпидермиса пырея ползучего, собранного в саду БИН'а, и эпидермиса растений данного вида, произрастающих в Центральном Казахстане. Разница заключается лишь в том, что в данном случае у особей, выросших в мезофильных условиях, поры не удается обнаружить даже в радиальных стенках клеток эпидермиса, расположенных

Строение эпидермиса листьев у растений, выросших в различных экологических условиях

Растения	Количество пор в наружных стенках клеток эпидермиса листьев на 1 мм^2		Толщина наружных оболочек клеток эпидермиса листьев в μ	
	растения, выросшие:		растения, выросшие:	
	в Ленинградской области	в Центральном Казахстане	в Ленинградской области	в Центральном Казахстане
Bromus inermis	—	910 ± 114	11 ± 1	24 ± 1
Agropyrum repens	—	1300 ± 170	9 ± 1	28 ± 1
Festuca ovina	960 ± 248	=	=	=
F. sulcata	=	4420 ± 424	=	=

Условные обозначения: — нет пор; = исследование не проводилось.

над мезофиллом листа (рис. 2, *А*, *б*; табл. № 1). Усиление пористости наблюдается и при сравнении видов, произрастающих в Ленинградской области (*Festuca ovina*) с родственными видами засушливых мест обитания (*F. sulcata*) (табл. 1). Хорошо выраженная пористость наружных оболочек эпидермальных клеток также была обнаружена и у ряда других растений произрастающих в Центральном Казахстане

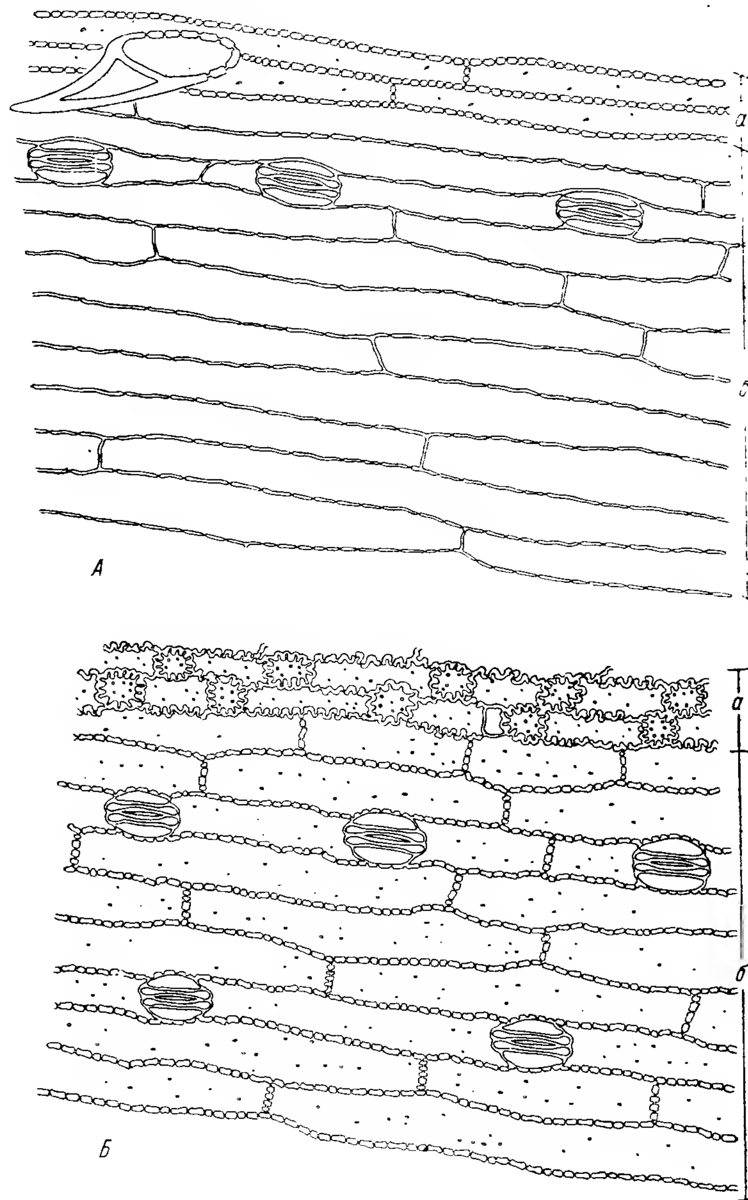


Рис. 1. Эпидермис листа костра безостого, выросшего в Ленинградской области (*А*) и в Центральном Казахстане (*Б*).
а — клетки, расположенные над жилками; *б* — клетки над мезофиллом.

(*Lasiagrostis splendens*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa kirghisorum*, *S. sareptana*, *S. capillata*, *S. orientalis*, *S. lessingiana*).

Поскольку ксероморфные признаки листьев усиливаются не только с продвижением растений в более засушливые районы, но изменяются и у каждого индивидуума в зависимости от местоположения листа на стебле (Заленский, 1903), мы изучили характер пористости листьев различных ярусов. Оказалось, что клетки эпидермиса верхних листьев имеют значительно больше пор по сравнению с нижними. Так, в наружных стенках клеток эпидермиса листьев нижнего яруса костра безостого, выросшего в Центральном Казахстане, на 1 мм² приходится 910 ± 114 пор, у листьев среднего яруса их уже 1590 ± 130, а у самого верхнего листа 2560 ± 188. Даже у пырея ползучего, произрастающего в Ленинградской области, наружные стенки эпидермальных клеток верхних листьев бывают пронизаны порами.

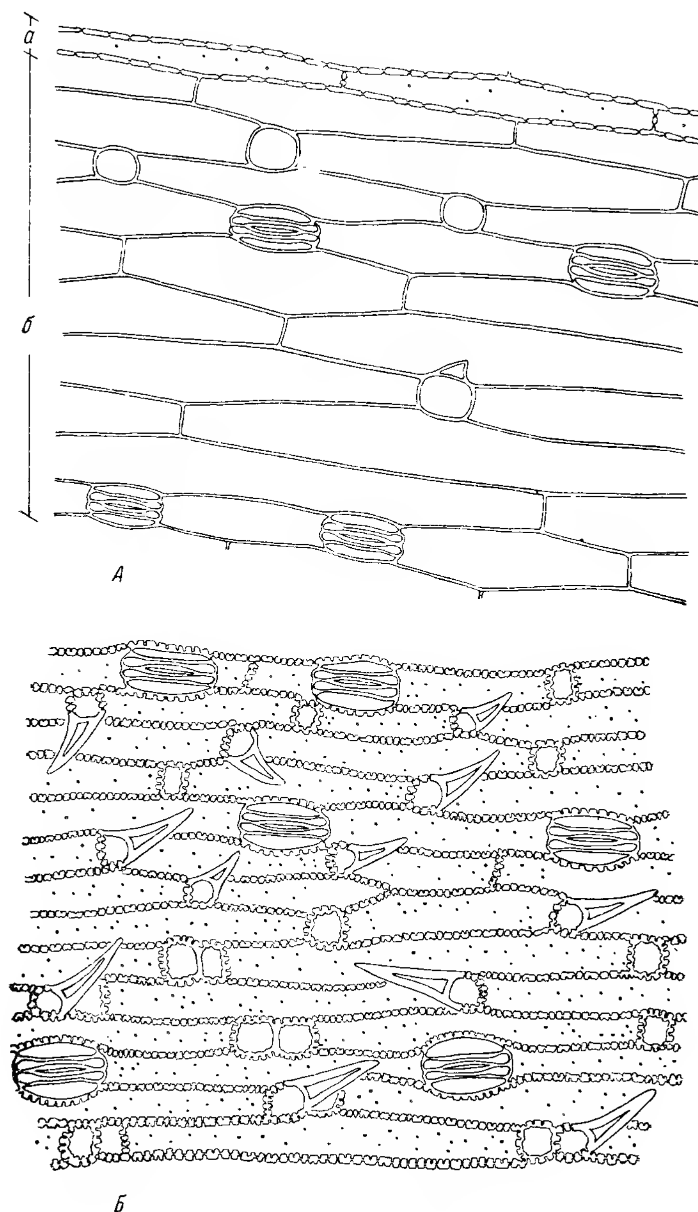


Рис. 2. Эпидермис листа пырея ползучего, выросшего в Ленинградской области (*А*) и в Центральном Казахстане (*Б*).
а — клетки, расположенные над жилкой; *б* — клетки над мезофиллом.

Итак, у исследованных видов злаков, выросших в засушливых областях, по сравнению с теми же или родственными видами, произрастающими в мезофильных условиях, наряду с утолщением наружных стенок клеток эпидермиса увеличивается и их пористость. Таким образом, помимо уже известных черт ксероморфного типа строения растений (мелкоклетность, густая сеть жилок, большее количество устьиц на единицу поверхности листа, густое опушение, утолщенность оболочек эпидермаль-

ных клеток и др.), у злаков, по-видимому, имеется еще одна — усиление пористости наружных оболочек клеток эпидермиса.

Следовательно, при переходе злаков в более засушливые условия, по мере утолщения оболочек эпидермальных клеток, защищающих растение от неблагоприятных внешних условий, возникают образования (поры), способствующие связи внутренних тканей листа с внешней средой. Для выявления сущности этой связи требуются дальнейшие исследования.

В заключение выражаю благодарность проф. В. Г. Александрову за указания, сделанные при выполнении настоящей работы.

Литература

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1940). О некоторых особенностях структуры колосковых и цветочных чешуй пшеницы. ДАН СССР, XXVII, 5. — Заленский В. Р. (1903). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Петрова Л. Р. (1958). Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй *Triticum*. Бот. журн., 8. — Ambronn H. (1884). Über Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen. Jahrbüch. wissenschaft. Bot., 14.

(Получено 22 VIII 1961)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

Э. Н. Иванская

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ПЕРВОЦВЕТОВ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

С 4 рисунками

В результате влияния своеобразных климатических условий (интенсивная солнечная радиация, резкие колебания температур, сильные ветры и др.), в которых находятся растения высокогорий, у них возникли разнообразные приспособления.

Растительность высокогорий отличается высокими кормовыми достоинствами. Быстрая регенерация ее, несмотря на малое количество зеленой массы, делает высокогорные пастбища высокопроизводительными. Горные сенокосы и пастбища, как известно, широко используются. На их основе построена главная отрасль сельского хозяйства высокогорных районов Кавказа — скотоводство. Высокогорные луга представляют большую ценность и для пчеловодства, однако в этом отношении они используются еще недостаточно.

Изучением растительности горных районов Кавказа с точки зрения систематики, флористики и географии занимались многие русские ботаники (Буш, 1889, 1926, 1936 и др.; Медведев, 1907, 1921; Кузнецов, 1909, 1915; Гроссгейм, 1936, 1948 и др.; Шифферс, 1941; Долуханов и др., 1942; Федоров, 1952). Однако физиологические особенности и анатомическое строение высокогорных растений Кавказа изучены недостаточно. Имеются только работы Г. И. Поплавской (1948) по определению осмотического давления некоторых альпийцев горы Ачишко в Кавказском государственном заповеднике, а также по определению суточного хода транспирации и исследования И. И. Чхубианишвили (1952) по структуре листа ряда цветковых растений высокогорий Главного Кавказского хребта.

Наши исследования проводились с целью выявления различий в анатомическом строении растений, собранных на одной высоте (2600 м над ур. м.), но произрастающих в различных условиях.

Чтобы иметь возможность более подробно выявить структурные особенности различных органов, возникающие у каждого вида в зависимости от условий его произрастания, исследовались виды одного рода (*Primula auriculata* Lam., *P. algida* Ad., *P. renifolia* Volg.). В. К. Василевская (1954) указывает, что такой подход дает возможность точно установить анатомические признаки каждого вида в пределах одного рода. Растения собирались во время цветения. Во всех районах высокогорий, где производился сбор материала для исследования, метеорологические и почвенные условия хорошо изучены. Исследовались лист и стебель. При изучении листа основное внимание уделялось строению мезофилла и эпидермиса, так как эти признаки наиболее пластичны (Bonnier, 1894; Александров, 1925, 1926, 1936). В стебле особое внимание было обращено на расположение тканей прочности, обеспечивающих стеблю упругую устойчивость (см. Раздорский, 1955). В связи с этим напомним, что еще К. А. Тимирязев (1933) отмечал: «Роль стебля главным образом архитектурная». У высокогорных растений следует ожидать особенно резких различий в развитии тканей прочности в зависимости от воздействия тех или иных физико-механических факторов.

Собранный материал фиксировался 70%-м спиртом. Приготовление временных и постоянных препаратов и их исследования проводились по общепринятой анатомической методике. Брались средние листья розетки, из которых для приготовления срезов выбирались участки в средней зоне между основанием листа и его верхушкой и между краем листа и средней жилкой. Участок эпидермы нижней стороны листа мы сдирали по возможности под тем местом, где удалялась верхняя эпидерма. Окраска срезов для приготовления постоянных препаратов производилась кармином и метиловой зеленью. Для получения количественных данных проводилось по 20 измерений и подсчетов с использованием по возможности различных экземпляров растений исследуемых видов.

Первоцвет ушковатый (*Primula auriculata* Lam.). Распространен на Кавказе на альпийских влажных лужайках (Предкавказье, Западное и Восточное Закавказье). Произрастает и в Малой Азии. Этот вид встречается в местах с дополнительным увлажнением: по берегам ручьев и протоков талых вод. Растения для исследования собирались на Мамисонском перевале. Участки, на которых произрастает этот вид, освобождаются от снега только в конце июня, но первоцвет успевает пройти весь цикл развития.

Листовая пластинка обратноланцетной формы, на вершине округленная, по краю городчатая, оттянутая в ширококрылатый черешок. Длина листовых пластинок исследованных экземпляров 8—10 см, ширина в наиболее широкой части около 2.5 см.

Эпидерма морфологически верхней и нижней сторон листа сходна по строению (рис. 1, *А*). Большая часть эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа имеет неправильную форму с волнистыми очертаниями боковых стенок. Величина таких клеток на обеих сторонах листа изменяется в одинаковых пределах. Протяженность большинства этих клеток не более 60 μ. В местах прохождения крупных жилок эти клетки значительно вытянуты параллельно продольной оси листа. Некоторые эпидермальные клетки содержат таниды; на необработанном препарате они имеют желтую окраску, тогда как остальные клетки бесцветны. На поперечном срезе листа часть эпидермальных клеток имеет почти изодиаметрическую форму, часть несколько вытянута в высоту. Высота клеток эпидермы верхней стороны листа изменяется в пределах 20—30 μ, ширина — в пределах 20—50 μ. Высота эпидермальных клеток нижней стороны листа 15—20 μ, ширина 15—40 μ. Толщина наружных стенок клеток верхней и нижней эпидермы листа вместе с кутикулой не превышает 4 μ, что составляет около 15% толщины эпидермы.

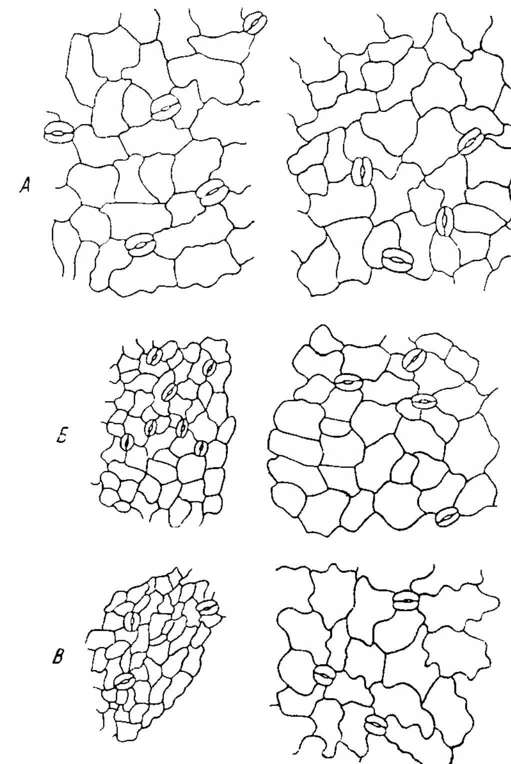


Рис. 1. Участки эпидермы листьев (*справа* — на верхней, *слева* — на нижней стороне листа). *А* — *Primula auriculata* Lam.; *Б* — *P. algida* Ad.; *В* — *P. renifolia* Volg.

Устьица на листе располагаются как на верхней, так и на нижней стороне. Значительного различия в их количестве на обеих сторонах листа не наблюдается. Устьица ранункулоидного типа, т. е. каждое из них окружено неопределенным числом клеток, не отличающихся по размерам или форме от остальных клеток эпидермы.

Мезофилл (рис. 2, *А*) слабо дифференцирован на губчатую и палисадную паренхиму. Последняя слабо выражена. Клетки мезофилла (2—3 ряда), примыкающие к верхней эпидерме, отличаются несколько вытянутой формой (высота 20—40, ширина 15—25 μ) и более плотным расположением. Губчатая паренхима представлена рыхло расположенными клетками, имеющими в поперечнике 15—30 μ. Среди клеток мезофилла, как и среди эпидермальных, встречаются клетки, заполненные танидами.

Средняя жилка и жилки второго и третьего порядков окружены несколькими рядами клеток типа уголковой колленхимы (диаметр их не более 30 μ) и относительно крупными (диаметр 30—75 μ) округлыми клетками мощно развитого паренхимного влагалища. Клетки влагалища, расположенные вокруг сосудисто-волокнистых пуч-

ков, образуют округлые выступы с нижней стороны листа. Толщина листовой пластинки близ средней жилки не превышает 400 μ, но в районе жилки увеличивается более чем втрое.

Цветоносный стебель исследуемых экземпляров 20—22 см высоты, диаметр его 3—4 мм.

На поперечном разрезе стебля (рис. 3, *А*) клетки эпидермы по форме близки к изодиаметрическим. Радиальные и тангентальные размеры эпидермальных клеток изменяются незначительно и в среднем составляют 20 μ. Наружные стенки их утолщены незначительно, толщина этих стенок не превышает 20% толщины эпидермы.

Коровая паренхима представлена мелкими клетками, которые на поперечном разрезе имеют округлую форму. Диаметр их изменяется в пределах 15—30 μ. Размеры клеток увеличиваются в центростремительном направлении. В коровой паренхиме имеются крупные воздухоносные межклетники.

Зона перицикла значительно развита. Она представлена 7—9 рядами клеток с одревесневшими стенками типа склеренхимы.

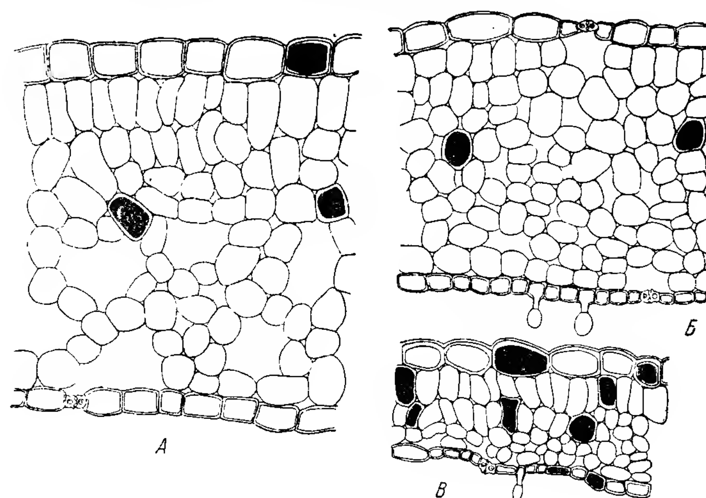


Рис. 2. Участки поперечных срезов листьев; черным показаны клетки, заполненные танидами.
А — *Primula auriculata* Lam.; *Б*—*P. algida* Ad.; *В* — *P. renifolia* Volg. (подробнее в тексте).

Центральный цилиндр пучкового строения. Сосудистые пучки коллатеральные, расположены близко друг от друга, однако не образуют замкнутого круга. Радиальные и тангентальные размеры проводящих пучков изменяются в широких пределах (75—200 μ).

Клетки сердцевины на поперечном разрезе имеют округлую форму. Диаметр их колеблется в пределах 30—60 μ. Величина межклетников в сердцевине изменяется в тех же пределах, что и величина клеток.

Первоцвет холодный (*Primula algida* Ad.). Распространен на альпийских лужайках и коврах, нередко близ снежников на Кавказе (Предкавказье, Западное и Южное Закавказье, Дагестан), в Средней Азии, на Памире. Произрастает и в Северной Монголии. Растения для изучения собирались на Мамисонском перевале на высоте 2600 м над ур. м., близ снежников (рис. 4).

Листья продолговатые, округлые, к вершине постепенно оттянутые в широкорылатый черешок. Длина листовых пластинок 2—2.5 см, ширина в наиболее широкой части около 1.5 см.

Эпидерма обеих сторон листа состоит из клеток неправильной формы с волнистыми очертаниями боковых стенок (рис. 1, *Б*). Эпидермальные клетки вытянутой формы располагаются только вдоль жилок. Протяженность эпидермальных клеток неправильной формы на верхней стороне листа обычно не превышает 60 μ, а на нижней — 30 μ. На поперечном разрезе листа большинство клеток верхней и нижней эпидермы несколько вытянуто в ширину. Высота клеток верхней эпидермы изменяется незначительно и в среднем составляет 30 μ, ширина колеблется в пределах 30—60 μ. Высота клеток нижней эпидермы обычно не превышает 20, ширина 20—25 μ. В местах прохождения жилок высота и ширина клеток верхней и нижней эпидермы вместе с кутикулой незначительна. На нижней эпидерме развиваются короткие железистые волоски, на верхней их бывает меньше.

Устьица расположены на обеих сторонах листа. С верхней стороны листовой пластинки устьица расположены реже, чем с нижней. У этого вида встречаются парные устьица-близнецы; замыкающие клетки двух рядом расположенных (парных) устьиц касаются друг друга. Устьица ранункулоидного типа.

Мезофилл (рис. 2, *Б*) слабо дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. Палисадная паренхима слабо выражена. Из 8—10 рядов клеток мезофилла 2—3 ряда, а в отдельных случаях 4 ряда клеток, примыкающих к верхнему эпидермису, отличаются более плотным расположением. Высота их колеблется в пределах 25—35, ширина 15—25 μ. Клетки губчатой паренхимы округлой формы. Их поперечные размеры изменяются в пределах 15—30 μ. Величина межклетников не превышает величину клеток.

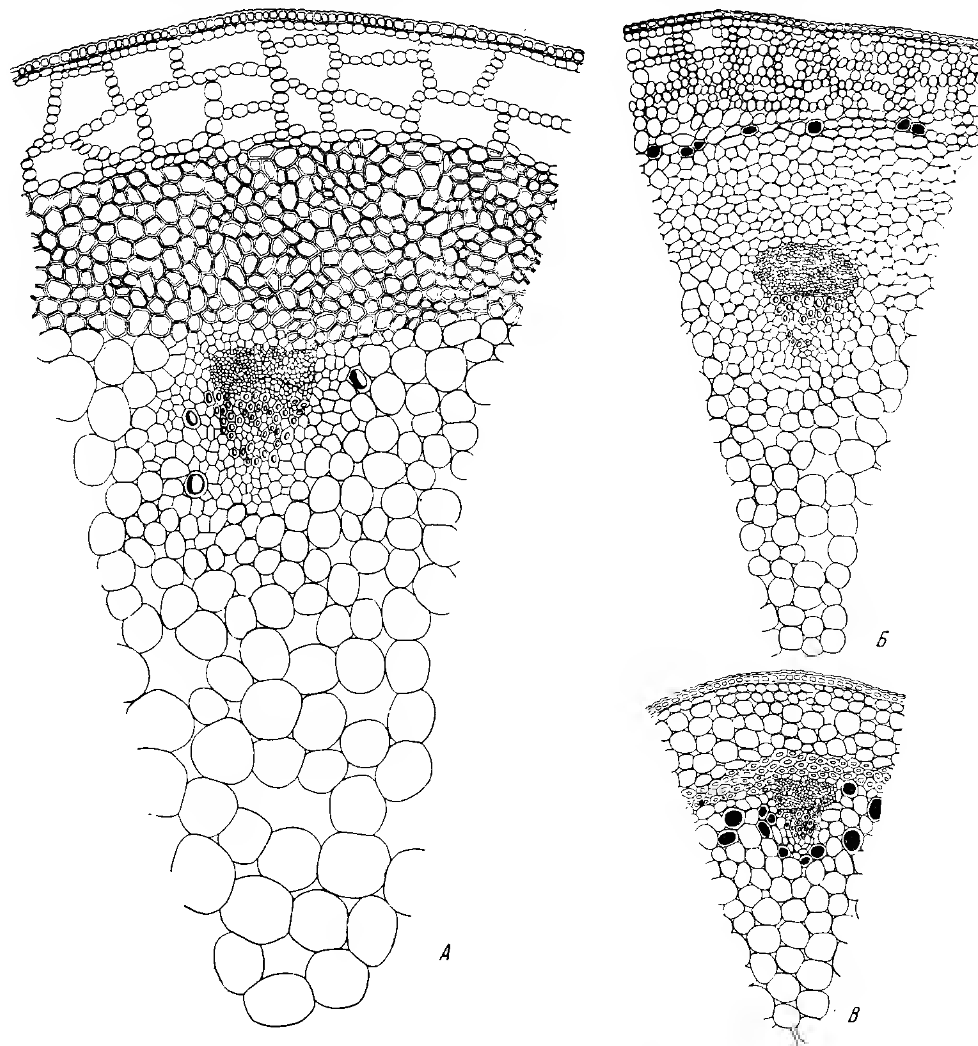


Рис. 3. Участки поперечных срезов стеблей.
А — *Primula auriculata* Lam.; *Б*—*P. algida* Ad.; *В* — *P. renifolia* Vog.

Проводящие пучки коллатерального типа. Расположены по одному в каждой жилке. Их окружает 1—2 ряда клеток уголковой колленхимы. К крупным пучкам с дорзальной стороны листа примыкает хорошо развитое паренхимное влагалище, состоящее из тонкостенных клеток. За счет этих клеток жилки листа с нижней стороны образуют округлые выступы. На поперечном разрезе клетки паренхимного влагалища имеют округлую форму, диаметр их изменяется в пределах 30—75 μ. Толщина листовой пластинки близ средней жилки не превышает 250—300 μ, но в районе средней жилки за счет клеток паренхимного влагалища увеличивается примерно вдвое.

Цветоносные стебли исследованных экземпляров не более 6 см высоты. Поперечный диаметр 1.6—1.8 мм. На поперечном разрезе стебля (рис. 3, *Б*) форма эпидермальных клеток близка к изодиаметрической, высота и ширина их изменяется в пределах 12—20 μ.

Коровая паренхима представлена тонкостенными клетками. На поперечном разрезе они имеют округлую форму с диаметром 15—25 μ. Величина паренхимных клеток коры увеличивается от периферии к центру. В периферической части коровой паренхимы отмечено наличие небольших воздухоносных межклетников. В районе эндодермы, среди тонкостенных клеток паренхимы, расположены толстостенные клетки, содержащие включения оранжевого цвета. Величина этих клеток такая же, как у остальных клеток коры.

Зона перицикла хорошо выражена. Она представлена 4—5 рядами плотно расположенных тонкостенных клеток, имеющих на поперечном разрезе форму близкую к шестигранной. Полости клеток перициклического кольца в поперечнике изменяются в пределах 8—20 μ.



Рис. 4. *Primula algida* Ad. у Мамисонского перевала.

Центральный цилиндр пучкового строения. Проводящие пучки расположены по кругу. Радиальные размеры пучков изменяются незначительно и составляют около 180 μ. Тангентальные размеры колеблются в пределах 75—150 μ. В сердцевинных лучах встречаются клетки, содержащие танниды.

Клетки сердцевины тонкостенны, сравнительно плотно расположены, на поперечном разрезе округлые. Диаметр их изменяется в пределах 20—45 μ.

Первоцвет почколистный (*Primula renifolia* Volg.). Встречается в трещинах скал на Кавказе (Предкавказье). Эндем. Растения для исследования собирались в Теберде, в трещинах скал горы Кругозор.

Л и с т ь я прикорневые, длинночерешковые (длина черешка 5—8 см). Листовые пластинки почти почковидные, до 4 см длиной.

Клетки верхней и нижней эпидермы листа в плане имеют неправильную форму, очертания боковых стенок у них волнистые (рис. 1, *В*). Вдоль жилок расположены узкие полоски эпидермальных клеток вытянутой формы. Величина клеток верхней эпидермы значительно больше, чем нижней. Наибольшая протяженность клеток неправильной формы у верхней эпидермы достигает 60 μ, в то время как у нижней эпидермы не превышает 19 μ. Высота клеток верхней эпидермы не менее 15 μ. В местах прохождения жилок высота эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа примерно одинакова (около 20 μ). Наружные стенки клеток верхней эпидермы утолщены значительно. Толщина наружных стенок эпидермальных клеток вместе с кутикулой составляет до 30% толщины эпидермы. Содержимое некоторых клеток верхней и нижней эпидермы, благодаря накоплению таннидов имеет желтую окраску, тогда как остальные клетки бесцветны.

Устьица имеются на обеих сторонах листа, но на нижней стороне их больше, чем на верхней. Устьица ранункулоидного типа.

С нижней стороны лист густо покрыт волосками — железистыми 1—2 клетными и простыми 3—6-клетными.

Одноклетные железистые волоски располагаются густо и встречаются на всем протяжении верхней и нижней сторон листовой пластинки. Двухклетные железистые волоски и 3—4-клетные простые волоски располагаются также на всем протяжении листовой пластинки, но значительно реже. Простые 5—6-клетные волоски имеются только с нижней стороны листа у выступов жилок.

Мезофилл (рис. 2, *В*) резко дифференцирован на губчатую и палисадную паренхиму (типично дорзивентральный лист). Клетки палисадной паренхимы расположены в один ряд. Высота их 15—25 при ширине 8—12 μ. Клетки губчатой паренхимы расположены плотно в 4—5 рядов. Поперечный диаметр их 10—20 μ. Среди клеток мезофилла, как и среди клеток кожицы, встречаются клетки, содержащие танниды.

Проводящие пучки коллатеральные. Жилки первого и второго порядков секущие. Они окружены 3—5 рядами клеток уголковой колленхимы. Кроме того, к жилкам примыкает несколько рядов округлых тонкостенных, плотно расположенных клеток паренхимного влагалища, величина которых больше остальных клеток мезофилла. Диаметр клеток паренхимного влагалища изменяется в пределах 15—45 μ. За счет значительного развития этих клеток жилки с нижней стороны листа образуют заостренные выступы. Толщина листовой пластинки близ средней жилки не превышает 120 μ, а в районе средней жилки увеличивается более, чем вдвое.

Ц в е т о н о с н ы й с т е б е л ь имеет высоту не более 10 см, диаметр не более 1 мм.

На поперечном разрезе цветоноса (рис. 3, *В*) клетки эпидермы по форме близки к изодиаметрическим. Высота и ширина эпидермальных клеток изменяется в пределах 12—20 μ. Наружные стенки их утолщены. Толщина наружных стенок вместе с кутикулой составляет около 30% толщины эпидермы.

Коровая паренхима хорошо развита. Она представлена 4—6 рядами плотно расположенных клеток, имеющих в поперечном сечении округлую форму, с диаметром 15—30 μ. Субэпидермальный слой ясно выражен; клетки этого слоя более мелкие (диаметр 12—15 μ), по местам имеют пластинчатое утолщение стенок.

Зона перицикла получает значительное развитие. Она представлена 3—4 рядами склеренхимных клеток, оболочки которых сильно утолщены.

Центральный цилиндр пучкового строения. Проводящие пучки коллатерального типа, расположены по кругу. Расстояние между проводящими пучками изменяется в значительных пределах: то достигает 300 μ, то уменьшается до 20 μ. Радиальные размеры проводящих пучков изменяются незначительно и обычно не превышают 100 μ. Тангентальные размеры изменяются значительно, но обычно в пределах 75—200 μ. Во флоэме, как и в сердцевинных лучах, располагаются относительно толстостенные клетки, заполненные таннидами.

Паренхимные клетки сердцевины плотно расположены. На поперечном сечении они имеют округлую форму. Диаметр клетки сердцевины 20—45 μ.

Итак, для первоцветов ушковатого и холодного, произрастающих в условиях избыточного увлажнения, характерны следующие особенности: значительное развитие мезофилла; слабо выраженная дифференциация его на палисадную и губчатую паренхиму, наличие значительных воздухоносных полостей в губчатой паренхиме, незначительное утолщение наружных стенок эпидермальных клеток, наличие воздухоносных межклетников в области коры и сердцевины. Однако у первоцвета ушковатого межклетники значительно крупнее, чем у первоцвета холодного, что объясняется приуроченностью первого вида к более увлажненным и периодически затопляемым местам.

У первоцвета почколистного, произрастающего на скалах, среди нагромождения камней, где мало почвы, отмечаются следующие особенности: плотное расположение клеток мезофилла, значительно более резкая дифференциация его на палисадную и губчатую паренхиму, сильное утолщение оболочек эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа, значительное развитие кутикулы, густое опушение с нижней стороны листа, плотное расположение клеток коры и сердцевины, большое количество выделительных клеток, заполненных дубильными веществами.

Исследованные первоцветы значительно различаются размерами клеток. Наиболее мелкие клетки у первоцвета почколистного, несколько более крупные у первоцвета холодного и еще крупнее у первоцвета ушковатого. Следовательно, у видов одного рода, произрастающих на одной высоте, размеры клеток значительно различаются в зависимости от условий их обитания.

Отмечая мелкоклетность, свойственную высокогорным растениям, необходимо вместе с тем иметь в виду, что в условиях одинакового высотного произрастания виды, обитающие в более сухих условиях, имеют более мелкие клетки, чем виды, произрастающие в условиях достаточного или даже избыточного увлажнения.

Изучение расположения и развития тканей прочности у исследованных первоцветов показало, что в стеблях одних видов наблюдается усиление арматуры, а в стеблях других ее ослабление; это обусловлено в основном различной степенью утолщения оболочек клеток перициклического кольца. Указанная особенность находит себе объяснение в свете теории Раздорского (1955). Стебли-стрелки изученных первоцветов

безлистные и, следовательно, имеют малую парусную поверхность; поэтому они подвержены только действию собственного веса и тяжести цветка, а позже плода. Такие стебли испытывают в основном статическую нагрузку подобно балкам-колоннам: для них характерно удаление сопротивляющегося материала от продольной оси к периферии. Однако в связи с тем что первоцветы приурочены к местам, в различной степени обдуваемым ветром, имеют различную высоту цветоносного стебля-стрелки и, кроме того, произрастают в условиях различного увлажнения — степень развития тканей прочности у них различная. Наиболее слабо развиты эти ткани у первоцвета холодного. У него клетки перициклического кольца тонкостенные. Это объясняется тем, что цветоносный стебель первоцвета холодного не высокий, а, следовательно, подвержен действию порывов ветра небольшой скорости. Кроме того, этот вид произрастает в условиях затишья, в непосредственной близости от снега, на наносных почвах, омываемых талыми водами.

Первоцвет ушковатый, по сравнению с первоцветом холодным, имеет более высокий стебель-стрелку с большим поперечным диаметром. Следовательно, в свете концепции Раздорского, несмотря на произрастание по берегам потоков талых вод, для обеспечения упругой устойчивости он должен иметь более развитые арматурные ткани. У этого вида и в самом деле наблюдается усиление арматуры за счет склерофикации 5—6 слоев клеток перициклического кольца (чего нет у более низкорослого стебля-стрелки первоцвета холодного).

Первоцвет почколистный произрастает в расщелинах скал, а, следовательно подвержен действию сильных ветров и, кроме того, находится в условиях недостаточной увлажненности. В связи с этим для обеспечения упругой устойчивости у него должны быть хорошо развиты ткани прочности, что и имеет место в действительности. У этого вида наблюдается значительное утолщение оболочек клеток перициклического кольца.

За ценные советы и указания в процессе работы приношу глубокую благодарность проф. Н. С. Виноградову.

Литература

Александров В. Г. (1925). О пластичности листовой структуры у травянистых растений. Тр. Общ. естествоиспыт., 3, 15. — Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Александров В. Г. и Л. И. Джапаридзе. (1936). О пределах пластичности листа. Изв. Бот. сада СССР, 29. — Александров В. Г. и К. Е. Цхакая. (1926). К проблеме степени пластичности листа и возникновения ксероморфной структуры. Тр. с.-х. опытн. учр. Дона и Сев. Кавказа. — Баранов П. А. (1924). К методике количественно-анатомического изучения растений. I. Распределение устьиц. Бюлл. САГУ, 7. — Буш Н. А. (1898). Предварительный отчет о втором путешествии по Северо-западному Кавказу в 1897 г. Изв. РГО, 34. — Буш Н. А. и Е. А. Буш. (1926). Ботанические исследования в центральном Кавказе 1925 г. Тр. Бот. музея АН СССР, 19. — Буш Н. А и Е. А. Буш. (1931). Ботанические исследования Юго-Осетии. Сб.: Произв. силы Юго-Осетии. — Буш Н. А. и Е. А. Буш. (1936). Растительный покров восточной Юго-Осетии и его динамика. Сб.: Произв. силы Юго-Осетии, 5. Тр. СОПС АН СССР и Бот. инст. АН СССР, сер. закавказская, 8. — Буш Н. А. и Е. А. Буш. (1938). Высокогорные луга Юго-Осетии. Изв. Юго-Осетинск. н.-и. инст., 3. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. инст. Азербайдж. ФАН СССР, 1. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Долуханов А. Г., М. Ф. Сахокия и А. Л. Харадзе. (1942). К вопросу о высокогорных растительных поясах Кавказа. Тр. Тбилисск. бот. инст., VIII. — Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. ИМП АН, физ.-мат. отд., сер. VIII, XXIV, 1. — Кузнецов Н. И. (1915). Краткий очерк истории развития растительности Кавказа. Вестн. русск. флоры, 1. — Медведев Я. С. (1907). Об областях растительности на Кавказе. Вестн. Тифлисск. бот. сада, 8. — Медведев Я. С. (1921). Высокогорная растительность на южной границе области древнеледникового климата. Журн. Русск. бот. общ., 6. — Поплавская Г. И. (1948). Экология растений. — Раздорский В. Ф. (1955). Архитектоника растений. — Тимирязев К. А. (1933). Сочинения, V. — Чхубанишвили П. И. (1952). О структуре листа некоторых цветковых растений, произрастающих в высокогорьях Главного Кавказского хребта. Изв. АН Армянск. ССР, сер. биолог. и с.-х. наук 5, 1. — Шифферс Е. В. (1941). Геоботаническое районирование и исследование природных кормовых угодий северных склонов Большого Кавказа. Природа, 3. — Bonnier G. (1894). Recherches experimentales sur l'adaptation de plantes au climate alpine. Ann. d. sci. nat., 20.

Северо-Осетинский государственный педагогический институт, г. Орджоникидзе.

(Получено 27 V 1961).

Г. Шамсиев

ВЛИЯНИЕ ДЛИНЫ ДНЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРИОДА ПОКОЯ У СЕМЯН МАРИ БЕЛОЙ

С 2 рисунками

Проблема периода покоя семян давно привлекала к себе внимание многих исследователей. Ей посвящена огромная литература (Дорошенко, 1919, 1922; Хребтов, 1939; Лысенко, 1943; Исаченко, 1945; Ивановская, 1947; Котт, 1947, 1948; Потапенко, 1949; Крокер, 1950; Крокер и Бартон, 1955; Савин, 1957, 1959, и др.).

Наибольшую ясность этот вопрос получил в связи с работами Т. Д. Лысенко. Основная причина покоя, согласно Лысенко (1943), заключается в отсутствии в покоящихся семенах питательных веществ в усвояемой форме, в растворимом состоянии. Он подчеркивает, что эти вещества всегда могут перейти в усвояемое для зародышей состояние, если только появляются подходящие условия (определенная температура, влага, доступ воздуха к запасам этих веществ и др.). Покой семян обусловливается, по его мнению, главным образом воздухонепроницаемостью, а в некоторых случаях и водонепроницаемостью тех или иных покровов семени.

Сравнительные исследования различных растений показали, что существуют различные типы периода покоя семян (Крокер, 1950; Крокер и Бартон, 1955).

До сих пор основное внимание при изучении периода покоя семян уделялось выяснению причин и условий, которые способствуют более быстрому его завершению. Вопрос о том, как влияют условия выращивания материнских растений на период покоя семян, формирующихся на этих растениях, почти не изучался. В литературе имеются лишь единичные данные по этому вопросу (Холоденко, 1952; Савин, 1957, 1959). В связи с этим мы в 1958—1960 гг. исследовали влияние различных условий выращивания растений мари белой на формирование периода покоя семян.

В данной статье приводятся результаты изучения влияния фотопериодических условий выращивания растений на период покоя семян у мари белой (*Chenopodium album* L.) в опытах 1960 г.

Это типично яровое растение, цветет и плодоносит во второй половине лета. Она размножается только семенами. Семена обладают растянутым периодом прорастания и могут сохранять всхожесть годами. Это свидетельствует о способности их находиться в глубоком покое. Особенности периода покоя семян мари белой в зависимости от условий выращивания материнских растений почти не изучались.

Структура местной ленинградской популяции мари белой была исследована К. М. Завадским (1957, 1961) и В. Н. Савиным (1957, 1959). Ими было выделено шесть морфо-биологических групп, характеризующихся определенным комплексом признаков.

В опытах нами была использована только ранняя (II) и поздняя (VI) морфо-биологические группы, которые наиболее резко отличаются по внешним признакам и ритму развития. Кроме этих двух групп ленинградской популяции, были взяты три географических экогруппы: из Белгородской области, из города Майкопа (Краснодарский край) и из Кировакана (Армянская ССР). Все семена были урожая 1957 г.

Семена предварительно подвергались стратификации с 27 ноября по 5 мая, а затем высевались в пикировочные ящики. Появление всходов было отмечено 20 мая. Затем полученную рассаду 14 июня в фазе двух листочков высаживали в вегетационные сосуды размером 20×20 см, по 5 растений в каждом. Сосуды были распределены по 8 вариантам. Растения каждого варианта от посадки до созревания выращивались на определенной длине дня, а именно: на 10, 12, 13, 14, 15, 16, 18 и 24-часовом дне.

В течение вегетационного периода проводились фенологические наблюдения, фиксировались этапы развития растений, а также описывались морфологические изменения, вызванные различными условиями выращивания.

Сбор семян производился разновременно, по мере созревания их в отдельных вариантах. Убранные семена ставились на проращивание после различного срока хранения их в условиях лаборатории (10, 25, 40, 55 и 70 дней после уборки) при двух температурных режимах — 8—10 и 18—20°.

Семена проращивались на фильтровальной бумаге в чашках Петри в течение 15 дней на воде и на растворе гиббереллина в концентрации 0.02%. После этого производился окончательный подсчет. Каждый вариант ставился в двух повторностях, по 100 семян. Семена отбирались только зрелые — черные.

В результате опытов было установлено, что по морфологии растения, выросшие на естественном и непрерывном дне, резко отличаются от растений, выросших на коротком (10—16-часовом) дне.

Так, растения ранней (II) морфо-биологической группы при выращивании на длинном дне были высокорослые, очень ветвистые, каждый побег имел лапчатое соцветие; листья были зелеными, крупными, продолговато-ромбическими, край листа неровнозубчатым, с красной каймой.

Растения на коротком дне отличались крайне подавленным ростом; в большинстве они были одностебельными, с мелкими темно-зелеными цельнокрайними листьями;

соцветие было очень компактное. Кайма на листьях отсутствовала. Кроме того, замечено, что у растений различных морфо-биологических и географических групп, выращивавшихся при коротком дне, бутонизация и цветение начинались значительно раньше, чем у растений, выросших на длинном дне. В условиях короткого дня для местной Ленинградской популяции мари белой достаточно 60—80 дней, а для изученных географических групп — 70—110 дней, чтобы они завершили свой вегетационный период и дали совершенно зрелые семена.

Как показали наши опыты, 10-часовой короткий день ускоряет онтогенез растений. Так, например, растения II морфо-биологической группы при 10-часовом дне завершили свой вегетационный период на 46 дней раньше, чем в контроле (18 часов), растения VI морфо-биологической группы на 26 дней раньше, растения географической группы из Белгородской области — на 63 дня, из города Майкопа — на 132 дня и из Кировакана — на 75 дней раньше контрольных. При непрерывном дне эти же формы растений созревают позже. Так, VI морфо-биологическая группа затянула свое развитие на 53 дня, географическая группа из Белгородской области — на 16 дней, а растения Майкопской популяции совсем не цвели.

Рис. 1. Длительность периода (*горизонтальные столбцы*) от бутонизации до созревания растений внутривидовых групп *Chenopodium album* L. в различных фотопериодических и температурных условиях (данные 1960 г.).

Морфо-биологические (II и VI) и географические группы: *А* — II группа Ленинградской популяции; *Б* — VI группа Ленинградской популяции; *В* — группа из Белгородской области; *Г* — из Майкопа; *Д* — из Кировакана. *Кривая* — изменение среднедекадных температур по месяцам. *По оси абсцисс* — месяцы.

Таким образом, развитие мари белой очень сильно зависит от фотопериодического режима. Следует отметить, что в условиях короткого дня созревание семян мари протекало при высокой температуре июля и августа, а в условиях длинного (18- и 24-часового) дня семена созревали при пониженных температурах. Задачей же опыта являлось выяснение влияния длины дня, при котором выращивались материнские растения на свойства (длительность покоя) сформировавшихся на них семян. Очевидно, было бы неправильным сравнивать длительность покоя семян, созревших на 10- и 24-часовом дне, так как они формировались не только на разной длине дня, но и при разной температуре. На рис. 1, показано значение среднедекадных температур во время созревания растений (с конца июня по декабрь). На этом рисунке дана длительность периода (двумя параллельными линиями). Из этого рисунка видно, что в ряде случаев созревание семян на 10- и 15-часовом дне происходило при одинаковых температурных условиях (например, семян из Ленинградской и Белгородской областей). В этих случаях можно установить влияние длины дня при созревании семян на их физиологические свойства.

Нами отмечено, что длинный день также оказывает большое влияние на развитие растений. Эти варианты, так же как и предыдущие 10- и 15-часового дня), представлены в таблице.

Нами изучено влияние длины дня при созревании семян мари белой на глубину покоя.

Прорастание семян мари белой при увлажнении их водой или гиббереллином в зависимости от срока их хранения и условий созревания на материнском растении (семена урожая 1960 г.; проращивание длилось 15 дней)

Популяция	Процент прорастания семян на фильтровальной бумаге, смоченной водой								Процент прорастания семян, смоченных 0,02%-м раствором гиббереллина								Увеличение процента прорастания семян на растворе гиббереллина в сравнении с семенами, пророщенными на воде							
	10°				20°				10				20				10°				20°			
	Длина дня (в часах), при которой выращивались материнские растения																							
	24	18	15	10	24	18	15	10	24	18	15	10	24	18	15	10	24	18	15	10	24	18	15	10
	Семена хранились 10 дней																							
Ленинградская II м.-б. гр.	0	0	0	16	0	0	0	18	0	0	0	30	12	0	0	22	0	0	0	14	12	0	0	4
Ленинградская VI м.-б. гр.	0	0	0	9	0	0	1	14	0	0	1	14	0	0	7	30	0	0	1	5	0	0	6	16
из Белгородской обл.	2	0	1	3	1	8	6	16	5	6	3	5	6	24	10	16	3	6	2	2	5	16	4	0
из Майкопа	—	0	2	2	—	12	21	5	—	0	4	4	—	25	25	8	—	0	2	2	—	13	4	3
из Кировакана	0	0	0	0	4	4	10	6	0	0	0	0	6	6	30	10	0	0	0	0	2	2	20	4
	Семена хранились 70 дней																							
Ленинградская II м.-б. гр.	12	12	13	40	26	15	31	46	20	20	24	84	28	36	42	76	8	8	11	44	4	21	11	50
Ленинградская VI м.-б. гр.	0	6	31	12	1	46	47	40	1	20	48	26	12	62	84	78	1	14	17	14	11	16	37	38
из Белгородской обл.	5	10	47	30	18	60	59	84	8	26	58	50	26	74	74	92	3	16	11	20	8	14	15	8
из Майкопа	—	10	20	8	—	58	75	42	—	28	37	18	—	65	90	59	—	18	17	10	—	7	15	17
из Кировакана	2	2	4	4	15	35	30	15	3	6	20	8	40	52	60	32	1	4	16	4	25	17	30	17

Примечание. М.-б. гр. — морфо-биологическая группа; подчеркнутые цифры показывают, что семена соответствующих вариантов созрели при разной длине дня, но в одинаковых температурных условиях.

Рассмотрим вначале прорастание семян, созревших при одинаковой температуре, но различной длине дня. Проращивание производилось при температуре 20° на фильтровальной бумаге, увлажняемой водой, и длилось 15 дней, после чего был определен процент проросших семян. Семена с растений II морфо-биологической группы и с ра-

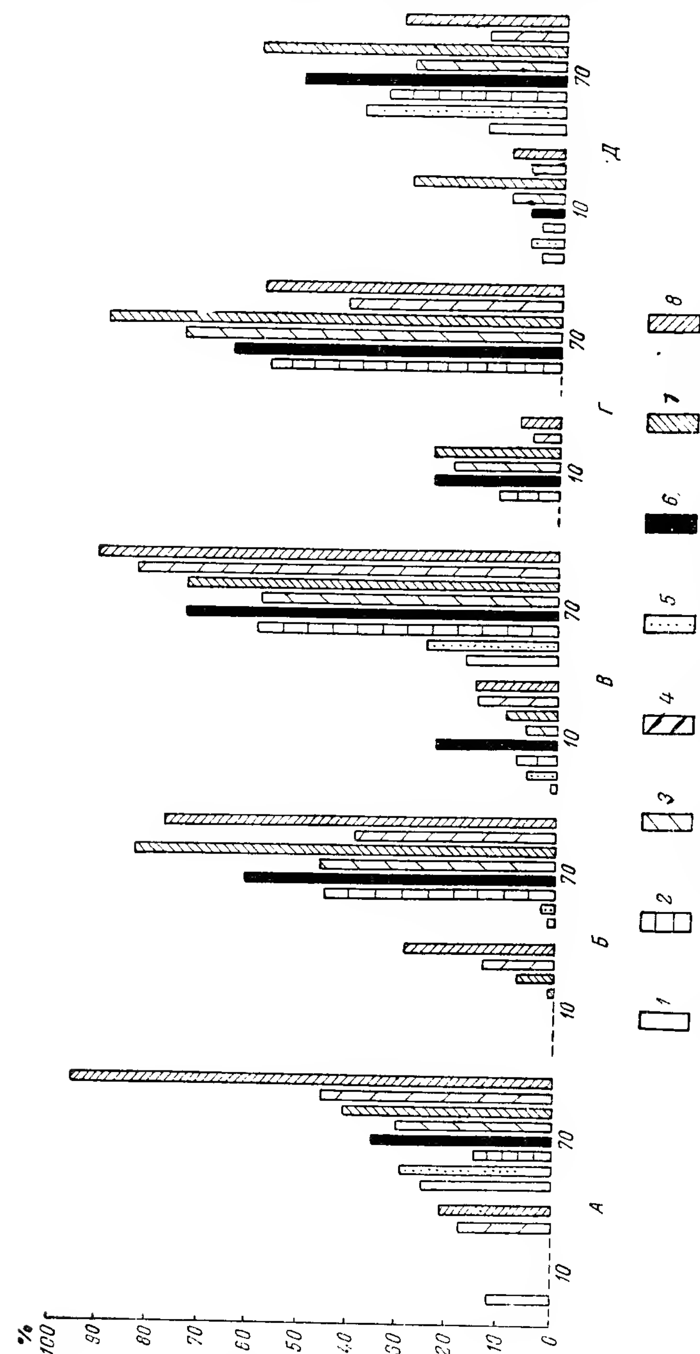


Рис. 2. Влияние условий формирования семян различных групп *Chenopodium album* L. и продолжительности их хранения на всхожесть при проращивании в воде и 0.02%-м растворе гиббереллина (температура проращивания 18—20°, урожай 1960 г.).

А и *Б* — соответственно II и VI морфо-биологические группы Ленинградской популяции; *В* — группа из Белгородской области; *Г* — из Майкопа; *Д* — из Кировакана. *Столбики* показывают всхожесть семян, формировавшихся и проращивавшихся в воде (*1—4*) и в растворе гиббереллина (*5—8*): *1* и *5* — 24 часа; *2* и *6* — 18 часов; *3* и *7* — 15 часов; *4* и *8* — 10 часов. Цифры *10* и *70* обозначают продолжительность хранения семян в днях. *По оси ординат* — всхожесть в %.

стений из Белгородской области, созревшие на 10-часовом дне, прорастали в большем количестве, чем семена с растений, созревших на 15-часовом дне. На 18-часовом дне процент прорастания был больше в сравнении с 24-часовым днем. Из этих данных можно сделать вывод, что продолжительность дня, на котором выращивались растения мари белой, определенным образом влияла на физиологические свойства созревающих на них семян. Такие семена имеют более высокий процент прорастания, и, следовательно, они обладают менее глубоким покоем. Аналогичные наблюдения были сделаны Холоденко (1952) в опытах с садовой лебедой и Савиным (1957, 1959) — над Ленинградской популяцией мари белой. Однако в их опытах температурные условия не контролировались с достаточной тщательностью, что не позволяло отнести полученные результаты всецело к условиям длины дня.

Результаты наших исследований показывают, что длительность хранения семян в условиях лаборатории оказывает очень сильное влияние на энергию их прорастания. Семена мари белой, созревшие на 10-часовом коротком дне и поставленные на проращивание при температуре 20°, после 10-дневного хранения прорастали в количестве 14—18%, а после 70-дневного хранения процент прорастания возрос до 46—84% (см. таблицу). Таким образом, длительное хранение семян мари увеличивает процент их прорастания.

Нам представлялось существенным выяснить влияние гиббереллиновой кислоты на энергию прорастания семян мари белой. Известно, что в ряде случаев гиббереллин способен сильно стимулировать рост растений и прорастание семян, находящихся в состоянии покоя.

Данные, приведенные в таблице и на рис. 2, свидетельствуют о том, что прорастание семян раствором гиббереллина несколько стимулируется. В то же время гиббереллин не может обеспечить высокую энергию прорастания семян без длительного их хранения перед проращиванием. Эта закономерность наблюдается при проращивании как в условиях повышенной, так и пониженной температуры.

Под влиянием обработки гиббереллином процент прорастания наиболее сильно возрос у семян, созревших на коротком 10- и 15-часовом дне и сохранявшихся до проращивания в лаборатории 70 дней. Но семена этих вариантов без обработки гиббереллином обладали значительной способностью прорастать. Следовательно, способность к прорастанию не возникла под влиянием гиббереллина, а он лишь стимулировал этот процесс.

Гиббереллин не вызывает заметного увеличения прорастания семян в группах, у которых эта способность слабо выражена. Он не может заменить благоприятного влияния длительного хранения или высокой температуры на прорастание семян.

Накопец, приведенная таблица свидетельствует о том, что низкая температура при прорастании семян мари белой не стимулирует их прорастания: это относится как к семенам, хранившимся 70 дней в лаборатории, так и к обработанным гиббереллином. Высокая температура (20°) всегда была более благоприятной для прорастания семян, чем температура 10°. Между тем из литературы хорошо известно, что прорастание семян хлебных злаков, находящихся в состоянии послеуборочного дозревания, лучше протекает при пониженной температуре.

Выводы

1. Растения мари белой, выращиваемые на коротком дне, имеют короткий вегетационный период, а семена, полученные с этих растений, после длительного хранения в лаборатории обладают способностью легко прорастать при температуре 20°. Растения, выращенные на длинном дне, имеют растянутый период развития, а образуемые ими семена обладают более длительным периодом покоя.

2. Свежеубранные семена от корнеотпрысковой мари белой после непродолжительного хранения (10 дней) в лаборатории прорастают единично, а от длиннодневной не способны прорастать при самых благоприятных условиях. Длительное (70 дней) хранение семян в этих же условиях значительно повышает их способность к прорастанию.

3. Температура 20° является наиболее благоприятной для быстрого и энергичного прорастания семян мари белой. Температура 10° не благоприятна для прорастания как свежеубранных, так и долго хранившихся семян.

4. При проращивании на растворе гиббереллина процент прорастания семян мари белой несколько возрастает: это наблюдается в основном в тех вариантах опыта, в которых способность к прорастанию была достаточно хорошо выражена. Обработка гиббереллиновой кислотой не вызывает значительного повышения процента прорастания свежеубранных семян (без предварительного их хранения до проращивания).

5. Путем регулирования длины дня при выращивании материнских растений можно управлять периодом покоя созревающих на них семян, удлиняя или укорачивая его.

Литература

Д о р о ш е н к о А. В. (1919). Сравнительное исследование прорастания зрелых и незрелых семян. Бюлл. отд. бот. Саратовск. обл. опытн. ст., 12. — Д о р о ш е н к о А. В. (1922). Температурные оптимумы прорастания яровых и зимующих сорняков. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. ст., 111, 3—4. — З а в а д с к и й К. М. (1957). К вопросу о дифференциации вида у высших растений. Вестн. ЛГУ, 21, 4. — З а в а д с к и й К. М. (1961). Учение о виде. — И в а н о в с к а я Т. Л. (1947). О периоде покоя у сельскохозяйственных растений. Тр. Инст. генет. АН СССР, 14. — И с а ч е н к о Б. Л. (1945). О прорастании семян дикорастущих растений. Сов. бот...

13, 3. — К о т т А. С. (1947). Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. — К о т т А. С. (1948). Сорные растения и борьба с ними. — К р о к е р В. (1950). Рост растений. — К р о к е р В. и Л. Б а р т о н. (1955). Физиология семян. — Л ы с е н к о Т. Д. (1943). О всхожести семян. — П о т а п е н к о А. И. (1949). Исследование фотопериодизма 80 дикорастущих и сорных видов растений. ДАН СССР, нов. сер., LXVI, 6. — С а в и н В. Н. (1957). К характеристике морфо-биологических групп в популяциях некоторых перекрестноопыляющихся растений. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 21, 3. — С а в и н В. Н. (1959). Сравнительное изучение состава популяций некоторых видов перекрестноопыляющихся растений. Диссерт., ЛГУ. — Х о л о д е н к о Б. Г. (1952). Формирование семян у аксириса и садовой лебеды. Агробиолог., 3. — Х р е б т о в А. А. (1939). Аксирис в клеверных семенниках Свердловской области и пути борьбы с ним. Тр. Пермск. с.-х. инст., VII, 4.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 22 III 1962).

Л. В. Денисова

СФАГНОВОЕ БОЛОТО В КАРКАРАЛИНСКИХ ГОРАХ

С 2 рисунками

В Казахском мелкосопочнике сохранился ряд участков реликтовой растительности бореального характера. Широко известны местонахождения в сосновых борах Кокчетавской и Карагандинской областей бореальных видов родов *Pyrola*, *Carex*, *Vaccinium* и др. Большой интерес представляют здесь и участки сфагновых болот.

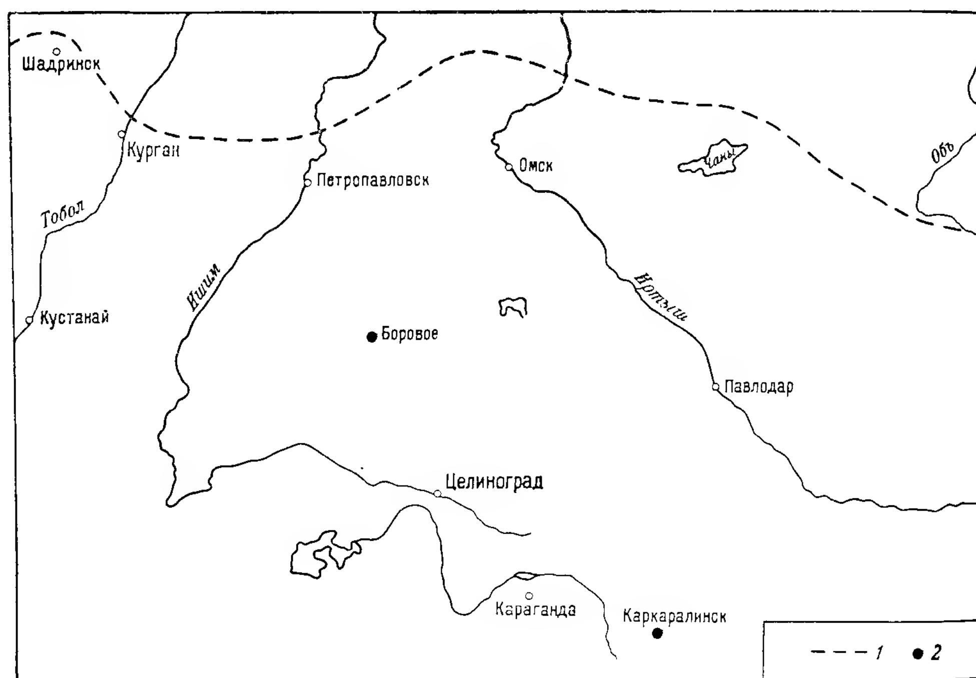


Рис. 1. Карта распространения сфагновых болот в Казахстане.

1 — южная граница сфагновых болот (по В. Н. Баранову, 1927); *2* — изолированные местонахождения сфагновых болот.

По В. Н. Баранову (1927), южная граница массового распространения сфагновых болот проходит по линии Курган—Барабинск в пределах северной лесостепи. По Тоболо-Ишимскому водоразделу сфагновые болота проникают в степную зону, на 50—60 км к югу от границы массового распространения. В Кустанайской области описаны изолированные сфагновые болота А. Г. Вороновым (1954). Подробно изучены болота в бывшем заповеднике «Боровое» Кокчетавской области, где исследованием их занимались В. Ф. Семенов (1925—1926, 1930) и А. М. Жаркова (1930).

Самым южным местонахождением сфагновых болот в Казахском мелкосопочнике считаются Каркаралинские горы (восточная часть Карагандинской области, 49°

ТАБЛИЦА 1

Состав мохово-травяного покрова на болоте

Вид	Номер описания		
	№ 185	№ 186	№ 2
	25 VIII 1959	25 VIII 1959	22 VI 1960
	Общее проективное покрытие		
	85%	80%	70%
Carex rostrata Stokes	cop. 40%[1] ∔[2]	cop. 44% —	—
C. caespitosa L.	sp. 5% ≠	sp. 4% —	sp. (gr.) 7% ⊂
C. canescens L.	sp. 20% ≠	sol. < 1% —	cop. 17% ⊂
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	sol. < 1% —	sol. < 1% —	—
C. lanceolata Roth	sol. < 1% —		—
Poa pratensis L.	—	—	sol. < 1% ⊃
Agrostis alba L.	sol. < 1% ∔	sol. < 1% —	sol. < 1% ⊃
Digraphis arundinacea (L.) Trin.	sol. < 1% —	sol. < 1% —	sol. < 1% —
Carum carvi L.	sol. < 1% —	sol. < 1% —	—
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	sol. < 1% —	—	—
Comarum palustre L.	—	sol. < 1% —	—
Corallorhiza innata R. Br.	—	—	sol. < 1%
Epilobium roseum Schreb.	sol. < 1% ◡	—	sol. < 1% ⊃
Equisetum silvaticum L.	—	sp. 1—2%	sol. < 1% —
Euphrasia tatarica Fisch.	sol. < 1%	—	—
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	sp. 2% —	sp. 5% —	sp. 2% —
Galium boreale L.	sol. < 1% —	—	sol. < 1% —
Geum rivale L.	—	—	sol. < 1% ◡
Lathyrus pratensis L.	—	sol. < 1% —	sol. < 1% —
Lysimachia vulgaris L.	sol. < 1% —	sol. < 1% —	—
Moneses uniflora (L.) A. Gray.	sol.—sp. < 1% ∔	sp. < 1% —	sp. < 1% ◡
Parnassia palustris L.	sp. 1% ⊂	—	—
Pyrola rotundifolia L.	sol. < 1% ♯	sp. 1% —	sp. 1% ⊃
Rubus saxatilis L.	sp. 1—2% ∔	sp. 5% —	sp. 1% ◡
Ramischia secunda (L.) Garcke	—	—	sol. < 1% —
Ranunculus borealis Trautv.	sol. < 1% —	sol. < 1% —	sp. 3% ○
R. radicans C. A. M.	—	—	sol. < 1% ◡
Scirpus silvaticus L.	—	sol. < 1% ∔	—
Trifolium repens L.	sol.—sp. < 1% ∔	sol. < 1% —	sol. < 1% ⊃
Vicia cracca L.	—	sol. < 1% —	—
Viola sp.	—	—	sol. < 1% —
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	sp.—cop.	cop.	sp.
Brachythecium sp.	sol.	sol.	
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	sp.—cop.	sp.	sp.
Chiloscyphus polyanthus (L.) Corda	sol.	sol.	—
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr.	sp.	sp.	sp.
Dicranum undulatum Br. eur.	—	sol.	—
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst.	sol.	sol.	sol.
Helodium blandowii (Web. et Mohr.) Warnst.	sol.	sol.	sol.
Pleurozium schreberi (Willd.) Mitt.	sol.	sol.	sol.
Mnium cinclidioides (Blytt.) Hüb.	sol.	sol.	sol.
Sphagnum teres (Schimp.) Angstr.	cop. 75%	sp. 5%	cop. 38%

[1] Частное проективное покрытие.

[2] В таблицах использованы следующие условные обозначения фенофаз: — вегетация; ⊃ зацветание; ◡ цветение; ⊂ отцветание; ∔ растение отцвело, но семена не созрели; ♯ обсеменение.

ТАБЛИЦА 2

Состав мохово-травяного покрова в заболоченном осоково-кочкарниковом березняке

Вид	Номер описания	
	№ 187	№ 3
	25 VIII 1959	22 VI 1960
	Общее проективное покрытие	
	80%	60%
Carex caespitosa L.	—	cop. 49% ◡
C. canescens L.	sol. < 1%[1] ÷	sol. < 1% ◡
C. rostrata Stokes	cop. 77% ≠	—
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	sol. < 1% ÷	sol. < 1% —
C. lanceolata Roth.	sol. < 1% ÷	sol. < 1% —
Comarum palustre L.	sol. < 1% —	—
Corallorhiza innata R. Br.	sp. < 1% ÷	sol. < 1% ◡
Epilobium roseum Schreb.	sol. < 1% ÷	sol. < 1% —
Equisetum silvaticum L.	—	sol. < 1% —
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	sp. 3% ÷	sp. 1% —
Galium boreale L.	sol. < 1% —	sol. < 1% —
Geranium silvaticum L.	sol. < 1% —	—
Geum rivale L.	—	sol. < 1% ◡
Lathyrus pratensis L.	sol. < 1% +	—
Lysimachia vulgaris L.	sol. < 1% —	sol. < 1% ◯
Rubus saxatilis L.	sp. 2% +	sp. 1% ◡
Scirpus silvaticus L.	sol. < 1% ÷	—
Vicia cracca L.	sol. < 1% —	—
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	cop.	cop.
Callierdon cordifolium (Hedw.) Kindb.	sp.	sp.
Dicranum undulatum Br. eur.	sol.	sol.
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst.	sol.	sol.
Helodium blandowii (Web. et Mohr.) Warnst.	sp.	sp.
Mnium cinclidioides (Blytt.) Hüb.	sp.	sp.
Pleurozium schreberi (Willd.) Mitt.	sol.	

с. ш., см. рис. 1). Они лежат в пределах подзоны дерновиннозлаковых степей и представляют один из наиболее возвышенных гранитных массивов мелкосопочника. Хотя на наличие здесь сфагнового болота указывали еще С. Е. Кучеровская (1911) и В. А. Крюгер (1927), но даже краткого описания его, насколько нам известно, в литературе до сих пор не приводилось.

Болото расположено в окрестностях г. Каркаралинска, в средней части долины р. Малой Каркаралинки. М. Каркаралинка в средней части своего течения представляет небольшую речку с множеством проточных рукавов, кое-где почти теряющуюся среди обширного заболоченного березняка, занимающего всю долину.

Площадь сфагнового болота около 0.2—0.25 га, оно тянется вдоль реки на протяжении 202—205 м, ширина его колеблется, но в среднем 10—12 м.

Болото заросло березой бородавчатой порослевого и семенного происхождения, высотой до 3 м, со значительной примесью сосны (средняя высота — 10 м, средний диаметр — 12 см). Возобновление и сосны и березы обильное. В подлеске встречаются кусты *Salix cinerea*, реже *S. livida*. О характере мохово-травяного покрова можно судить по табл. 1, составленной на основе описаний 100-метровых площадок (в процентах дано общее и частное проективное покрытие по Раменскому).

С одной стороны болото граничит с заболоченным осоково-кочкарниковым березняком, среди которого протекает М. Каркаралинка (рис. 2). Кочки достигают высоты 30—40 см; между ними стоит вода, много пней и поваленных деревьев. Береза имеет среднюю высоту 17 м и средний диаметр 7 см, к ней примешивается сосна (средняя высота 18 м, диаметр 10 см), единично осина (высота 14 м, диаметр 6 см). В подлеске кусты *Salix cinerea*, *S. livida*.

Возобновление сосны и березы обильное, разновозрастное. Описание мохово-травянистого покрова проводилось на стометровых площадках (табл. 2).

Прилегающий к сфагновому болоту коренной берег занят мертвопокровным сосняком. Сосна достигает высоты 25 м, средний диаметр — 30 см, сомкнутость крон — 0.6. Единично береза. Травяной покров почти не развит (табл. 3), общее проективное покрытие — 1—2%.

[1] Частное проективное покрытие.

Почти все виды, произрастающие на сфагновом болоте, являются бореальными — болотными или лесными; большинство их имеет в Казахстане довольно ограниченное распространение и приурочено к сосновым или сосново-березовым лесам в наиболее облесенных частях Казахского мелкосопочника.

Следует отметить здесь значительное количество *Moneses uniflora*, которая настолько обильна, что при цветении (июнь 1960 г.) является аспективным растением. Она встречается не только на сфагновом болоте, но и по всему течению р. Каркаралинки, а также по р. Б. Каркаралинке и некоторым другим рекам в пределах Каркаралинских гор.

ТАБЛИЦА 3

Состав травяного покрова в сосняке-мертвопокровнике (описание 22 VI 1960)

Вид	Покрытие (в %)
Carex supina Willd.	sp. < 1% —
Carex sp.	sol. < 1% —
Poa pratensis L.	sp. 1% ◡
Achyrophorus maculatus (L.)	Scop. sol. < 1% —
Anemone silvestris L.	sol. < 1% ◡
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	sol. < 1% ◡
Dracocephalum nutans L.	sol. < 1% ◯
Fragaria vesca L.	sol. < 1%
Rubus saxatilis L.	sol. < 1% ◯
Trifolium repens L.	sol. < 1% ◡
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr.) Br. et Sch.	sp.

Описанное сфагновое болото расположено в провинции тростниковых и засоленных болот Казахстана и юга Западной Сибири (Кац, 1948). Сфагновые болота, расположенные севернее (в Кустанайской, Кокчетавской и Целиноградской областях), обычно слагаются из нескольких видов сфагнов. На болоте в Каркаралинских горах произрастает только *Sphagnum teres* (голарктический вид, встречающийся в Обском, Иртышском, Алтайском и Арало-Каспийском [урочище Джаксы-Уркач на северо-западе от Мугоджар] районах [Флора споровых растений СССР, 1952]).

Сохранение участка сфагнового болота так далеко от южной границы распространения подобных болот, по-видимому, связано с тем, что в долинах Каркаралинских гор, как наиболее возвышенного массива, сохранились подходящие микроклиматические условия, а также с мягкостью грунтовых вод, обусловленной сложением массива из гранитов.

Расположенное далеко к югу от области распространения сфагновых болот, болото в Каркаралинских горах представляет большой интерес. Его необходимо сохранить как памятник природы.

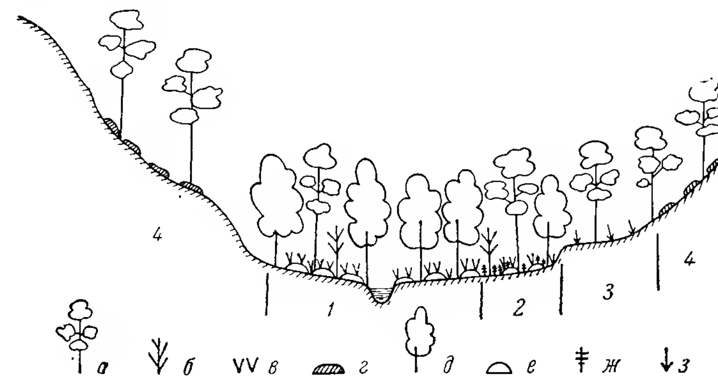


Рис. 2. Схематический профиль долины р. Малой Каркаралинки.

1 — осоково-кочкарниковый заболоченный березняк; *2* — сфагновое болото; *3* — мертвопокровный сосняк; *4* — лишайниковый сосняк. *а* — сосна; *б* — ива; *в* — осоки; *г* — лишайники; *д* — береза; *е* — кочки; *ж* — сфагнум; *з* — мятлик.

Литература

Баранов В. И. (1927). Растительность черноземной полосы Западной Сибири. (Опыт ботанико-географической сводки и районирования). Изв. Зап.-Сиб. отд. Гос. географ. общ., XXXIX. — Воронов А. Г. (1954). Бореальные элементы во флоре средней части Кустанайской обл. Уч. зап. МГУ, сер. географ., 170. — Жаркова А. М. (1930). К изучению торфяников Боровской лесной дачи бывшего Кокчетавского уезда Акмолинской области. Изв. Зап.-Зиб. отд. Гос. географ. общ., VII. —

Кац Н. Я. (1948). Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. — Крюгер В. А. (1927). Фито-географические этюды. (Каркаралинский уезд Семипалатинской области). Зап. Семипалат. отд. Зап.-Сиб. отд. Русск. географ. общ., XVI. — Кучеровская С. Е. (1911). Растительность Каркаралинского уезда Семипалатинской области. Предварит. отчет о бот. исслед. в Сибири и Туркестане в 1910 г. — Семенов В. Ф. (1925—1926). Рямы оз. Карасьего. Изв. Зап.-Сиб. отд. РГО, V. — Семенов В. Ф. (1930). О болотах и торфяниках озера Светлого в Боровской лесной даче бывшего Кокчетавского уезда Акмолинской области. Изв. Зап.-Сиб. отд. РГО, VII. — Флора споровых растений СССР. (1952). I.

Комиссия по охране природы
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 2 XII 1961).

П. А. Макодзеба и А. В. Фисюнов

ПЛОДОВИТОСТЬ НЕКОТОРЫХ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ

Одной из важнейших биологических особенностей многих сорных растений, сильно затрудняющих и усложняющих борьбу с ними, является весьма высокая плодовитость их. В то время, как одно растение наших основных хлебных злаков (пшеница, рожь, ячмень, овес) обычно дает десятки, в лучшем случае сотни зерен, плодовитость многих сорняков часто исчисляется десятками и сотнями тысяч семян.

Подчеркивая высокую семенную производительность сорных растений, А. Кернер (1903) приводил следующие примеры: при беспрепятственном размножении семенного потомства одного экземпляра *Hyoscyamus niger* L. это растение за 5 лет покрыло бы всю земную сушу, а потомство одного экземпляра *Sisymbrium sophia* L. уже через 3 года заняло бы пространство, превышающее земную сушу в 2000 раз! (Кернер, 1903).

Высокая плодовитость многих сорных растений в сочетании с различными, часто весьма совершенными приспособлениями их семян и плодов к распространению является основной причиной массового засорения ими почвы; эти обстоятельства наряду с растянутостью периода прорастания и длительным сохранением всхожести семян часто создают большие трудности в очищении почвы от сорных растений.

Выявление плодовитости отдельных видов сорных растений является одной из важнейших предпосылок для разработки наиболее эффективных приемов борьбы с ними, для предотвращения их распространения, уменьшения засоренности полей и других территорий и, в конечном итоге, для повышения урожайности возделываемых культур.

На территории нашей страны встречается около 1500 видов сорных растений различной степени вредоносности, причем в различных природных районах наиболее злостными являются разные виды их, а в целом все они наносят огромный вред сельскому хозяйству.

В литературе имеются данные о плодовитости далеко не всех сорных растений, встречающихся в нашей стране. Часто отсутствуют такие сведения даже о весьма распространенных сорняках. В большинстве литературных источников по данному вопросу отсутствуют указания о методике учета плодовитости. В лучшем случае указывается, что приводимые данные являются либо средними величинами плодовитости того или иного вида сорняка, либо, что она может доходить до таких-то размеров.

Между тем семенная продукция сорных растений в сильной степени зависит от условий произрастания — почвы, климата, и т. п. Общеизвестно, что сорняки, растущие на свободе, способны давать огромное количество семян и, наоборот, плодовитость сорных растений, произрастающих в густом стеблестое других растений, резко снижается. Н. Ф. Владимиров (1947) приводит такой пример: щирица жминдовидная при развитии на открытом месте дает свыше 130 тысяч семян с одного растения, а в посеве пшеницы лишь 13 семян.

Отсутствием единой методики изучения семенной продуктивности сорных растений, с одной стороны, и резкими колебаниями их плодовитости в зависимости от условий произрастания, с другой, можно объяснить большие различия в данных по этому вопросу, содержащихся в различных литературных источниках.

Весьма значительную разницу в показателях плодовитости одних и тех же видов сорных растений можно обнаружить не только в различных литературных источниках, особенно в научно-популярных изданиях, но даже и на страницах одного и того же труда. Даже в капитальном труде «Сорные растения СССР» (1934—1935) имеется известная несогласованность данных по плодовитости сорных растений. Так, например, в первом томе этого труда, на 22-й странице, помещена таблица плодовитости сорняков, в которой для ряда сорных растений приводятся цифры, значительно превосходящие соответствующие показатели по тем же растениям, приведенные в последующих томах при описании отдельных видов сорняков. В частности, для гречишки вьюнковой в этой таблице приводится показатель плодовитости 11 200, а на стр. 75 второго тома указывается, что каждое растение ее дает до 640 семян, для куколя в таблице первого тома

ТАБЛИЦА 1

Плодовитость ряда видов сорных растений
(Эрастовская опытная станция)

Вид	Количество плодов или семян на 1 экземпляре	Встречаемость						
		озимые культуры	яровые, зерновые	пропашные	пар	однолетние травы	многолетние травы	луга и пастбища
Tragopogon major Jacq.	780	—	—	—	—	—	—	+
Cynoglossum officinale L.	2028	—	—	—	—	—	+	+
Alisma lanceolatum With.	3625	—	—	—	—	—	—	—
Lepidium perfoliatum L.	3700	+	+	—	—	—	—	+
Hibiscus trionum L.	3792	—	+	—	—	—	—	+
Phlomis pungens Willd.	4048	—	—	—	—	—	—	—
Thalictrum minus L.	4076	—	—	—	—	—	+	+
Hesperis tristis L.	5410	—	—	—	—	—	—	+
Campanula glomerata L.	5643	—	—	—	—	—	—	+
Coronilla varia L.	5790	+	—	—	—	—	+	—
Astrodaucus orientalis (Lam.) Drude	8428	—	—	—	—	—	—	+
Arctium lappa L.	9222	—	—	—	—	—	—	+
Alyssum campestre L.	10266	+	+	+	+	—	+	—
Tanacetum vulgare L.	11020	—	—	—	—	—	+	+
Jurinea linearifolia DC.	11856	—	—	—	—	—	—	+
Carduus nutans L.	11970	+	—	+	—	—	+	—
Rumex confertus Willd.	12300	—	—	—	—	—	+	—
Silene commutata Guss.	13207	—	—	—	—	—	—	+
Echinops sphaerocephalus L.	15840	—	—	—	—	—	—	+
Sideritis montana L.	17280	+	+	+	+	+	+	+
Marrubium vulgare L.	19780	—	—	—	—	—	—	+
Verbascum phoeniceum L.	21500	+	—	—	—	—	—	+
Euphorbia agraria M. B.	25200	+	—	+	+	—	+	+
Salvia aethiopis L.	25620	+	+	—	—	—	+	+
Nonnea pulla DC.	26992	—	—	+	—	+	+	+
Eryngium planum L.	28068	—	—	—	—	—	—	+
Thymus serpyllum L.	28050	—	—	—	—	—	—	+
Leonurus cardiaca L.	39704	—	—	—	—	—	—	+
Dracocephalum thymiflorum L.	41472	—		—	—	+	+	—
Chaiturus marrubiastrum L.	42162	—	—	—	—	—	—	—
Aster villosus Sch.-Bip.	58212	—	—	—	—	—	—	+
Rumex maritimus L.	71679	—	—	—	—	—	—	—
Ambrosia artemisiaefolia L.	87920	—	—	—	+	—	—	—
Salvia pratensis L.	91680	+	—	+	—	—	—	+
Lycopus europaeus L.	93004	—	—	—	—	—	—	—
Sisymbrium loeselii L.	117130	+	—	—	—	—	—	+
Lamium album L.	147296	—	—	—	—	—	—	—
Veronica spicata L.	154984	—	—	—	—	—	—	—
Achillea nobilis L.	218855	+	—	—	—	+	—	+
Atriplex nitens Schkuhr	260000	—	—	—	—	—	—	—
Grindelia squarrosa (Pursh) Dunal.	261345	—	—	—	—	—	—	—
Astragalus austriacus L.	311100	—	—	—	—	—	—	—
Reseda lutea L.	410592	+	—	—	—	—	—	+
Glaucium corniculatum (L.) Curt.	659100	+	—	+	+	—	—	+
Linaria genistaefolia (L.) Shill.	842328	+	—	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 2

Плодовитость некоторых сорных растений по данным разных авторов

Вид	Одно растение приносит семян или плодов	
	по данным Манолзебы и Фисюнова	по данным других авторов
Abutilon avicennae Gaertn.	2451	900—1800 (Ильин и Борисова, 1935).
Xanthium spinosum L.	4596	1078—1820 (Шертлер, 1925).
Leontodon autumnalis L.	8468	4864 (Хребтов, 1908).
Viscaria viscosa (Scop.) Aschers.	10340	400 (Шишкин, 1935).
Taraxacum officinale Wigg.	12243	2500 (Muenscher, 1955). 7498 (Хребтов, 1908).
Setaria glauca (L.) P. B.	13762	2536—5522 (Шертлер, 1925).
Rumex crispus L.	14100	3711—5126 (Шертлер, 1925).
Mentha arvensis L.	14828	6400 (Хребтов, 1908). 200 (Корсмо, 1933).
Crepis tectorum L.	22100	15762 (Хребтов, 1908).
Salvia verticillata L.	24840	3100 (Комаров, 1932).
Stachys annua L.	26368	950 (Комаров, 1932).
Setaria viridis (L.) P. B.	32280	3316—7030 (Шертлер, 1925).
Anchusa officinalis L.	32987	9876 (Хребтов, 1908). 900 (Корсмо, 1933).
Datura stramonium L.	33600	2400 (Muenscher, 1955). 9776—23761 (Шертлер, 1925).
Lepidium ruderale L.	34000	1300 (Корсмо, 1933).
Euphorbia virgata W. K.	35464	200 (Комаров, 1932).
Plantago lanceolata L.	36777	5348 (Хребтов, 1908). 446—1012 (Шертлер, 1925).
Lavatera thuringiaca L.	50688	200—400 (Ильин и Борисова, 1935).
Centaurea scabiosa L.	54621	4294 (Хребтов, 1908).
Malva neglecta Wallr.	59540	300—500 (Корсмо, 1908).
Polygonum lapathifolium L.	67011	1364 (Хребтов, 1908). 3119—7174 (Шертлер, 1925). 800—850 (Корсмо, 1933).
Consolida arvensis Opir. (*Delphinium consolida* L.)	67050	4116 (Хребтов, 1908). 200 (Корсмо, 1933).
Berteroa incana (L.) DC.	182480	11620 (Хребтов, 1908). 7300 (Корсмо, 1933).
Echium vulgare L.	183631	3432 (Хребтов, 1908). 500—2800 (Корсмо, 1933). 2800—3200 (Малеев, 1935). 8255 (Нобсе, 1925). 3500 (Везарг, 1925).
Solanum nigrum L.	184940	40000 (Корсмо, 1933). 178000 (Muenscher, 1955).
Conium maculatum L.	225522	15000 (Корсмо, 1933). 38000 (Muenscher, 1955).
Senecio jacobaea L.	436708	2000 (Васильченко, 1935). 2100 (Корсмо, 1933).
Potentilla argentea L.	494242	28350 (Хребтов, 1908).
Eragrostis minor Host.	910860	50000 (Рожевиц, 1934).
Artemisia absinthium L.	926673	102000 (Панков, 1925).

Примечание. Данные Шертлера, Ноббе и Папкова приводятся в работе А. И. Мальцева (1925).

указывается плодовитость 2500, а на стр. 188 второго тома — 200—300. Очевидно, разные авторы при составлении отдельных частей этого труда в ряде случаев пользовались различными литературными источниками, не указывая их. Так или иначе, имеющиеся в литературе данные о семенной продуктивности сорных растений часто весьма значительно расходятся между собой.

При изучении биологических особенностей сорных растений на Эрастовской опытной станции (Пятихатский район Днепропетровской области УССР) Всесоюзного научно-исследовательского института кукурузы мы провели также небольшое исследование плодовитости некоторых сорняков. При этом имелось в виду прежде всего определить плодовитость ряда сорных растений, по которым соответствующие данные в литературе отсутствуют. Кроме того, учитывая, что плодовитость сорных растений в сильной степени зависит от условий их произрастания, решено было уточнить имеющиеся в литературе данные о некоторых из них.

В своих исследованиях плодовитости сорняков мы пользовались следующей методикой. На стационарном участке, предназначенном для изучения биологии сорных растений, на делянках, засеянных отдельными видами сорняков, выделялись наиболее типичные для данного вида экземпляры. На каждое из выделенных растений после его отцветания одевались марлевые или матерчатые мешочки (в зависимости от размеров семян или плодов) с тем, чтобы семена или плоды после созревания и осыпания попадали в эти мешочки.

После созревания семян или плодов, наступление которого определялось по растениям того же вида, растущим рядом (т. е. находящимся в идентичных условиях), семена или плоды, осыпавшиеся с растений в мешочки, тщательно обмолачивались, очищались и взвешивались. Из полученного таким путем материала отбирались пробы по 100, 500 или 1000 семян или плодов (в зависимости от их крупности), которые также взвешивались. Затем с помощью соответствующих пересчетов определялась плодовитость растений данного вида.

В тех случаях, когда не было возможности одеть на растение мешочек, плодовитость определялась путем подсчета количества семян в отдельных плодах или соплодиях, например в стручочках или корзинках, и умножения полученного результата на число плодов (соплодий) на всем растении.

В результате этих исследований нами были получены данные, приведенные в табл. 1.

Как видно из табл. 1, многие сорные растения отличаются весьма высокой плодовитостью.

Было обнаружено, что некоторые из них в наших условиях дают значительно больше семян или плодов, чем указывается в литературных источниках. Об этом свидетельствуют данные, приведенные в табл. 2.

Обычные сорные растения, как например *Taraxacum officinale* Wigg. или *Setaria viridis* (L.) P. B., в наших исследованиях оказались в 4—5 раз более плодовитыми, чем это указывается в литературе, а такие широко распространенные сорняки, как *Potentilla argentea* L. и *Eragrostis minor* Host., даже в 18 раз плодовитее. Данные, полученные в наших исследованиях, свидетельствуют о том, что плодовитость сорных растений является величиной непостоянной. Она в сильной степени зависит от условий произрастания и тем выше, чем благоприятнее эти условия.

Литература

Владимиров И. Ф. (1947). Сорные растения и борьба с ними. — Вульф Е. В. (1932). Введение в историческую географию растений. — Жуков Г. В. (1931). Сорная растительность и меры борьбы с нею. — Кернер А. (1903). Жизнь растений, II. — Комаров Н. Ф. (1932). Сорнополевая растительность ЦЧО и меры борьбы с ней. — Кондрашов С. К. (1948). Орошаемое земледелие. — Корсмо Э. (1933). Сорные растения современного земледелия. — Котт С. А. (1947). Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. — Лебедев Ф. К. (1936). К вопросу о семенной продуктивности сорных растений. Сов. бот., 3. — Любименко В. Н., М. М. Ильин. (1931). Сорные растения наших полей и огородов. — Мальцев А. И. (1925). Руководство по изучению и определению семян и плодов сорных растений. Прилож. 25-е к «Тр. по прикл. бот., генет. и селекц.». I. — Мальцев А. И. (1926). Сорные растения СССР и меры борьбы с ними. — Мальцев А. И. (1936). Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. — Михайлов Н. Л. (1948). Полевые сорняки и борьба с ними. — Работнов Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полев. геобот., II. — Рытов М. (1899). Сорные растения в огородах. Сельск. хоз. и лесовод., II. — Советов А. А. (1931). Борьба с сорняками на полях колхозов и совхозов. — Соколов И. С. (1935). Общее земледелие. — Сорные растения СССР. (1934—1935). I, II, III и IV. — Талиев В. И. (1929). Сорные травы. — Хребтов А. А. (1908). Примеры плодовитости и распространенности полевых сорных растений в Прибалтийском крае. Тр. Бюро по прикл. бот., I, 11—12. — Шевельов I. П. (1925). Бур'яни на Україні та боротьба з ними. — Шлякова Е. В. (1960). Сорные растения Мурманской области, их биология и борьба

с ними. Автореф. диссерт., Л. — K o r s m o E. (1930). Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit. — M e n a u l t E. et H. R o u s s e a u. (1902). Les plantes nuisibles en agriculture et en horticulture. — M u e n s c h e r W. C. (1955). Weeds. — N o b b e F. (1876). Handbuch der Samenkunde. — P e r s e k e K. (1896). Anleitung zur Bekämpfung der Unkräuter. — S t e v e n s O. A. (1932). The number and weight of seeds produced by weeds. Amer. Journ. Bot., 19. — S t e v e n s O. A. (1933). Weed seed facts. North Dacota, Agr. Exp. St. Circul., 116. — S w i e t o c h o w s k i B., St. T o l p a. (1950). Chwasty. — T y m r a k i e w i c z W. (1959). Atlas schwastow. — W e h s a r g O. (1918). Die Verbreitung und Bekämpfung der Ackerunkräuter in Deutschland. Biologische Studien und allgemeine Bekämpfung. Arbeit d. D. L. G., 249. — W e h s a r g O. (1931). Ackerunkräuter. Schriften d. D. L. G.

Всесоюзный
научно-исследовательский
институт кукурузы,
г. Днепропетровск

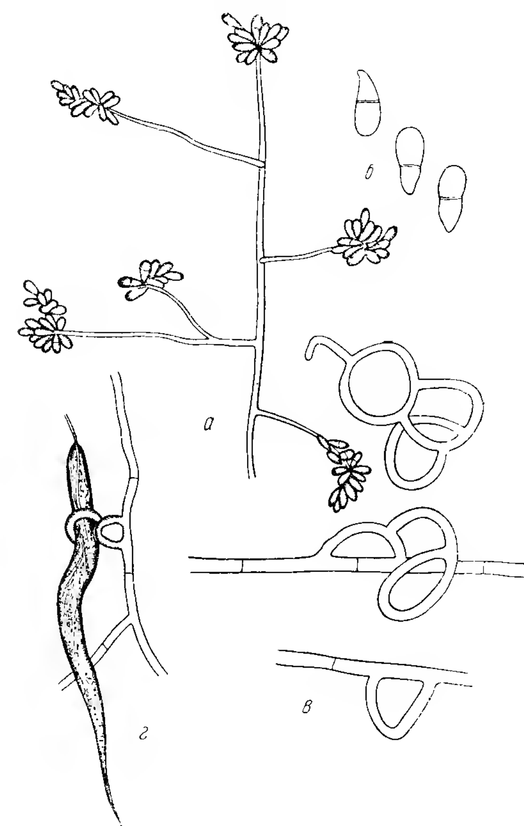
Получено 20 V 1961

И. А. Мехтиева

О ХИЩНИЧЕСТВЕ ГРИБА *TRICHOTHECIUM ROSEUM* LINK

С 1 рисунком

К хищным грибам причисляют микроскопические грибы, улавливающие в почве с помощью особых приспособлений различных мелких животных, убивающие их и питающиеся ими. Хищнический образ жизни у разных видов грибов может быть выражен в различной степени.



Trichothecium roseum Link.

а — конидиеносец с конидиями; б — отдельные конидии; в — ловчие петли; г — пойманная нематода.

Хищнический способ питания, как это в свое время достаточно убедительно было показано (Сопрунов, 1958), не является постоянным: он проявляется при определенных условиях внешней среды, в которых тот или иной гриб развивается. При питании гриба органическими веществами растительного происхождения мы не наблюдаем ловчих колец и других структур, позволяющих говорить о хищнических свойствах организма; следовательно, в этих условиях не имеем возможности судить о его способности к двойственному питанию, при этом мы рассматриваем грибы односторонне, относя их к типичным сапрофитам, питающимся растительными остатками. Между тем, как оказалось, это не совсем так. При наличии в окружающей среде органических веществ животного происхождения, в частности метаболитов животных, у ряда видов грибов наблюдается образование ловчих колец, петель и других приспособлений, позволяющих судить о их способности к хищническому питанию. Это и навело нас на мысль испытать ряд типичных сапрофитных видов грибов, использующих растительные остатки, и выяснить их способность к хищничеству.

В первую очередь для таких испытаний мы взяли *Trichothecium roseum* Link — вид широко распространенный и встречающийся на очень разнообразных растительных субстратах. Этот вид нас заинтересовал и потому, что многие виды рода *Trichothecium* описаны в литературе в качестве типичных хищников, в то время как у *T. roseum* это свойство никем не было выявлено.

Относительно хищнических свойств *T. roseum* нам не удалось найти в литературе каких-либо достоверных сведений, если не считать сообщение Вана (цитир. по Сопрунову, 1958), который в отчете о деятельности Моравской опытной станции упоминает вскользь о том, что сотрудники микологической лаборатории наблюдали любопытный почвенный гриб, улавливающий нематоды. Гриб определен ими как *T. roseum* Link. Однако в этом отчете не приводятся ни описание гриба, ни характерные признаки, послужившие основанием для определения. Кроме того, автор тут же отмечает, что найденный гриб «отличается вторичным паразитированием, так как может паразитировать на различных паразитических грибах». На основании этих высказываний Вана можно говорить о том, что он имел дело с каким-то грибом, далеким от *T. roseum* Link.

В своей обзорной статье Даддингтон (Duddington, 1955) пишет, что у хорошо известного *T. roseum* Link улавливание микроскопических животных никогда не было замечено.

Для испытания на наличие хищных свойств у *T. roseum* Link нами было выделено два штамма этого гриба: один (шт. № 2) из сероземной почвы на участке Ботанического сада г. Баку в марте 1961 г., другой (шт. № 3) из гниющего мелкого ореха из Закатальского района Азербайджанской ССР в октябре 1960 г.

При содержании указанных штаммов в дистиллированной воде в присутствии уксусных нематод оба они проявили способность к хищничеству. Следует отметить, что образование колец-ловушек происходило медленно. Они появлялись через 60—108 часов. Штамм, выделенный из плода мелкого ореха, образовал кольца-ловушки раньше, чем штамм, выделенный из почвы. Что касается количества образовавшихся колец-ловушек, то у обоих штаммов, как правило, оно было меньше, чем у обычных хищных грибов.

Кольца-ловушки были расположены в разных плоскостях, нередко образуя сложные сплетения; они были удлиненные, почти шаровидные или неправильной формы, без перегородки (см. рисунок), с внутренним диаметром 22—36×12—32 μ и наружным диаметром 32—48×22—40 μ.

У штамма № 2 кольца-ловушки образуются через 60, у штамма № 3 через 108 часов.

Уксусная нематода, попавшая в кольца-ловушки, вскоре погибает. Гриб, проникая в тело нематоды, быстро развивается, охватывает все тело животного и питается за счет него.

Установление способности к хищничеству у обыкновенного сапрофитного гриба *T. roseum* и дальнейшее более детальное изучение данного вопроса несомненно дадут результаты, имеющие весьма существенное теоретическое и практическое значение.

Литература

С о п р у н о в Ф. Ф. (1958). Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. — D u d d i n g t o n C. L. (1955). *Fungi* that Attack Microscopic Animals. The Bot. Review, 21, 7 : 423.

Институт почвоведения и агрохимии
Академии наук Азербайджанской ССР,
г. Баку.

(Получено 9 II 1962).

Д. А. Комиссаров

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЧЕРЕНКАХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ УКОРЕНЕНИЯ

Исследования физиологических и биохимических изменений в черенках древесных растений в процессе их укоренения довольно ограничены (Stuart a. Marth, 1938; Коберидзе, 1945; Турецкая, 1961). Кроме того, в них не учитывалось то важное обстоятельство, что характер и уровень внутренних изменений в черенках одного и того же вида растений могут существенно изменяться в зависимости от исходного состояния черенков и условий их укоренения. Поэтому в настоящее время еще трудно установить причинную связь между образованием придаточных корней и соответствующими физиологическими и биохимическими изменениями.

Автором этой статьи был изучен характер изменений черенков в процессе их укоренения у ряда древесных растений в зависимости от их состояния и условий укоренения: температуры субстрата и воздуха, интенсивности света и его спектрального состава (Комиссаров, 1958). За недостатком места здесь приводятся данные о влиянии температуры и интенсивности света на черенки только двух видов растений.

М а т е р и а л и м е т о д и к а. Опытными объектами служили слабо одревесневшие черенки эскаллонии красной (*Escallonia rubra* Pers.) и мирта обыкновенного (*Myrtus communis* L.). Опыт включал два варианта. Черенки I варианта укоренялись при повышенной температуре воздуха (30°) и песка (27°) и слабом освещении (600—

800 люксов) в полуденные часы; черенки II варианта — в условиях умеренной температуры песка (21°) и воздуха (21°) и более сильного освещения (5000—6000 люксов) в полуденные часы.

В качестве основных показателей физиологических изменений в черенках в процессе укоренения были взяты следующие: активность каталазы и пероксидазы, содержание аскорбиновой кислоты, свободных аминокислот, крахмала, моносахаров и сахарозы. Кроме того, определялась интенсивность фотосинтеза и дыхания.

Физиологические исследования проводились на следующих четырех группах черенков каждого варианта опыта: 1) черенки свежесрезанные, перед посадкой; 2) черенки, начавшие укореняться; 3) черенки без корней; 4) черенки свежесрезанные такого же календарного возраста, как и черенки 1-й, 2-й и 3-й групп. Черенки 2-й, 3-й и 4-й групп исследовались одновременно.

Основанием для намеченной схемы исследования служили следующие соображения. Известно, что в неотделенных побегах с течением времени происходят возрастные изменения (Коновалов и Кондрущкая, 1955; Дубровицкая, 1961). Кроме того, и в посаженных черенках, независимо от процесса корнеобразования, также возможны некоторые физиологические изменения.

Активность каталазы определялась газометрическим методом; активность пероксидазы — по Д. М. Михлину и З. С. Броновицкой (1949), содержание аскорбиновой кислоты — индофенольным методом; содержание свободных аминокислот — по Попе и Стивенсу; сахароза — микрометодом по Бертрану; фотосинтез и дыхание — по Л. А. Иванову и Н. Л. Коссович (1946). Сравнительное содержание крахмала в различных тканях стебля черенков определялось путем окрашивания срезов раствором йода в йодистом калии и условно обозначалось следующим образом: — полное отсутствие, + очень мало, ++ мало, +++ много, ++++ очень много. Анализы проводились в двукратной повторности.

ТАБЛИЦА 1

Влияние температуры и интенсивности света на укореняемость черенков, фотосинтез и дыхание, активность ферментов, содержание аскорбиновой кислоты и свободных аминокислот

Варианты опыта	Укореняемость черенков (в %)	Группы черенков	Дыхание в мг CO_2 на 1 г сырых листьев за 1 час	Фотосинтез в мг CO_2 на 1 г сырых листьев за 1 час	Активность каталазы в мл кислорода за 3 мин. на 1 г сырых листьев	Активность пероксидазы в мл 0,01 N KJO_3 на 1 г сырого веса: листья	стебли	Содержание аскорбиновой кислоты в мг на 100 г сырых листьев	NH_2 в мг на 1 г сырого веса: листья	стебли
				Эскаллония красная (15-летняя)						
I	27	1	0,52	3,2	25,4	1,6	1,3	88	0,47	0,16
		2	0,45	2,5	33,4	1,4	1,1	71	0,84	0,33
		3	0,50	2,1	35,1	1,6	1,2	75	0,79	0,24
		4	0,47	3,7	36,5	1,4	0,9	67	0,71	0,27
II	98	1	0,40	6,5	24,2	2,2	1,8	70	0,63	0,36
		2	0,37	6,7	26,5	2,0	2,0	61	1,13	0,69
		3	0,32	6,9	23,7	1,8	1,6	64	1,03	0,57
		4	0,35	6,3	25,3	1,8	1,5	60	0,89	0,61
				Мирт обыкновенный (20-летний)						
I	22	1	0,82	2,6	30,1	2,0	2,3	79	0,16	0,14
		2	0,70	3,2	32,6	1,6	2,2	53	0,28	0,26
		3	0,85	2,2	34,0	1,6	1,6	65	0,24	0,19
		4	0,74	3,0	31,4	1,3	1,1	68	0,22	0,24
II	96	1	0,42	6,3	22,1	1,0	1,2	77	0,19	0,16
		2	0,38	7,5	23,3	1,0	1,4	63	0,39	0,44
		3	0,47	7,0	22,4	0,8	1,2	74	0,32	0,40
		4	0,41	7,8	24,5	0,6	1,0	57	0,30	0,34

Результаты исследований. Данные анализов представлены в табл. 1 и 2. Черенки II варианта опыта, укоренившиеся при благоприятных условиях температуры и освещения, характеризуются высокой интенсивностью фотосинтеза, значительным содержанием крахмала, моносахаров и сахарозы, свободных аминокислот. У черенков I варианта, укоренившихся при неблагоприятных условиях (повышенная температура и слабое освещение), все эти показатели значительно ниже, а крахмал в тканях стебля полностью отсутствовал.

Появление корней у черенков 2-й группы сопровождается повышением содержания аминокислот. Однако подобное явление наблюдается и у черенков 3-й группы, не имевших корней, а также и в свежесрезанных черенках 4-й группы такого же календарного возраста (табл. 1). Повышение содержания свободных аминокислот в стареющих органах растений наблюдали и другие авторы (Сухоруков и Новоселова, 1952).

Следовательно, накопление аминокислот в процессе укоренения черенков можно рассматривать как возрастное изменение, часто не связанное с заложением придаточных корней. Более того, молодые корни сами являются источником образования аминокислот (Курсанов, 1955; Дадыкин и Игумнова, 1956; Mothes u. Engelbrecht, 1956).

По всей вероятности, накопление аминокислот в черенках, укоренявшихся при повышенной температуре и слабом освещении, происходит главным образом за счет распада белков, тогда как в черенках, укоренявшихся при сильном освещении, — за счет сахаров, образовавшихся в процессе фотосинтеза. Наряду с этим образование аминокислот могло осуществляться и другими путями, например аминированием органических кислот.

ТАБЛИЦА 2

Влияние температуры и интенсивности света на укореняемость черенков и содержание в них углеводов

Варианты опыта	Укореняемость черенков (в %)	Группы черенков	Процент на сухой вес: моносахара, листья	моносахара, стебли	сахароза, листья	сахароза, стебли	Содержание крахмала в тканях стебля: сердцевина	перимедулярная зона	сердцевинные лучи	флоэма	коровая паренхима
					Эскаллония красная (15-летняя)						
I	27	1	2,46	1,15	0,60	0,71	—	—	—	—	—
		2	1,80	0,40	0,27	0,33	—	—	—	—	—
		3	1,40	0,43	0,27	0,20	—	—	—	—	—
		4	1,57	0,83	0,70	0,81	—	+	++	++	—
II	98	1	2,50	1,10	0,66	0,79	—	—	—	—	—
		2	2,20	0,66	0,76	1,02	++	++	++	—	—
		3	2,03	0,77	0,56	0,63	++	+++	++	+	—
		4	1,82	1,04	1,02	0,97	++++	++++	++	+	—
					Мирт обыкновенный (20-летний)						
I	22	1	2,77	0,82	1,13	1,63	—	—	—	—	—
		2	1,72	0,34	0,42	0,76	—	—	—	—	—
		3	0,93	0,13	0,20	0,27	—	—	+	—	—
		4	1,62	0,51	1,32	1,81	++	—	++	+++	—
II	96	1	2,66	0,93	1,04	1,53	—	—	—	—	—
		2	2,12	0,67	1,56	1,93	—	—	+++	+++	—
		3	2,23	1,36	1,42	2,27	++	—	+++	+++	—
		4	1,68	0,72	1,44	1,86	++++	++	+++	+++	—

При благоприятных условиях температуры и освещения (вариант II) хорошая укореняемость черенков эскаллонии (98%) и мирта (96%) была связана со значительным накоплением крахмала, некоторым повышением содержания сахарозы и одновременным снижением количества моносахаров (табл. 2). Накопление сахарозы, по мнению С. Д. Львова (1950), свидетельствует о преобладании синтетических процессов и вместе с тем является показателем общего повышения жизненного тонуса растения, общего усиления его жизнедеятельности. С этой точки зрения становится понятной обнаруженная нами связь между интенсивностью фотосинтеза и накоплением сахарозы и крахмала в черенках, укоренявшихся при благоприятных условиях. Важно отметить, что более высокому содержанию сахарозы соответствует также и большее общее содержание сахаров в черенках. Вместе с тем в стебле и листьях исследованных нами черенков, моносахара преобладают над сахарозой.

Совсем другой характер углеводного обмена наблюдается при укоренении черенков в условиях повышенной температуры и слабого освещения (вариант I). Здесь накопление крахмала отсутствовало, содержание моносахаров и сахарозы значительно снизилось (табл. 2). Жизнеспособность и укореняемость черенков резко упала (у эскаллонии до 27 и у мирта до 22%).

Значительных изменений в активности каталазы и пероксидазы и в содержании аскорбиновой кислоты в процессе укоренения черенков не наблюдалось. Во всяком случае характер этих изменений был таким же, как и у черенков без корней. Следовательно, корнеобразование у черенков может происходить и без значительного повыше-

ния уровня окислительно-восстановительных процессов. Приписывать аскорбиновой кислоте доминирующую роль в процессе корнеобразования нет основания.

Результаты исследования позволяют сделать следующие выводы:

1. В процессе укоренения черенков происходят физиологические изменения, уровень и направленность которых зависят от их первоначального состояния и условий укоренения, особенно температуры и освещения.

2. При оптимальных условиях для ассимиляции углерода в слабоодревесневших черенках синтез веществ преобладает над их тратой, наблюдается накопление крахмала и сахарозы и обеспечивается лучшая укореняемость черенков. При неблагоприятных условиях (повышенная температура и очень слабое освещение) фотосинтез подавляется, дыхание возрастает; гидролиз веществ преобладает над синтезом. В результате этого у слабо одревесневших черенков происходит быстрое истощение в тканях питательных веществ, жизнеспособность и укореняемость черенков резко снижаются.

3. При одних и тех же условиях у черенков с начавшими развиваться корнями и у черенков без корней (того же возраста) наблюдаются более или менее одинаковые изменения в активности каталазы и пероксидазы, в содержании аскорбиновой кислоты, свободных аминокислот, крахмала и сахаров.

4. В черенках, независимо от корнеобразования, могут происходить возрастные физиологические изменения. Это обстоятельство не дает основания устанавливать причинную связь между сложным явлением возникновения придаточных корней у черенков и изменением активности отдельных ферментов и содержания отдельных веществ. Несмотря на это, результаты изучения физиологических изменений в черенках могут оказаться полезными для отыскания оптимальных условий их укоренения.

Литература

Дадыкин В. П. и З. С. Игумнова. (1956). О содержании аминокислот в воздушных корнях кукурузы. Физиолог. раст., 3, 3. — Дубровицкая Н. И. (1961). Регенерация и возрастная изменчивость растений. — Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. (1946). Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе. Бот. журн., 5. — Кобериндзе А. В. (1945). Влияние гетероауксина на превращение энергопластических веществ в черенках некоторых растений. Сообщ. АН Груз. ССР, 6, 9. — Комиссаров Д. А. (1958). Биологические основы вегетативного размножения растений черенками. Диссерт. БИН АН СССР. Л. — Коновалов И. Н. и Н. В. Кондруцкая. (1955). Изменение физиологических процессов у растений в связи с акклиматизацией. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, экспер. бот., 10. — Курсанов А. Л. (1955). О физиологической роли воздушных корней у фикуса (*Ficus* sp.). Физиолог. раст., 2, 3. — Львов С. Д. (1950). Основные направления в историческом развитии учения о дыхании растений. — Михлин Д. М. и З. С. Броновицкая. (1949). Йодометрический метод определения полифенолоксидазы и пероксидазы. Биохим., 14, 4. — Сухоруков К. Т. и А. Н. Новоселова. (1952). К особенностям превращения азотистых веществ в старых органах растения. Бюлл. Главн. бот. сада, 13. — Турецкая Р. Х. (1961). Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. — Mothes K. u. L. Engelbrecht. (1956). Über den Stickstoffumsatz in Blattstecklingen. Flora, 143, 3. — Stuart N. W. a. P. C. Marth. (1938). Composition and rooting holly cuttings as affected by treatment with indolebutyric acid. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 35.

Ленинградский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

(Получено 1 • XII 1961).

И. А. Тарчевский, С. А. Курмаева и А. Н. Вдовина

ИЗМЕНЕНИЕ НАПРАВЛЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У РАСТЕНИЙ, ПЕРЕСАЖЕННЫХ ПОД ПОЛОГ ЛЕСА

Выяснение изменений в ходе физиолого-биохимических процессов, происходящих в растениях при смене условий существования, является ключом к пониманию причин изменения состава фитоценозов. Одним из важнейших процессов, определяющих судьбу растений в фитоценозах, является фотосинтез, его интенсивность и направленность. О направленности фотосинтеза можно судить по соотношению продуктов фотосинтеза.

В одной из работ (Тарчевский, Вдовина, Гайнутдинова, 1961) мы сообщали о результатах изучения направленности фотосинтеза у теневыносливых растений четырех видов, попавших в результате сплошной вырубки леса в несвойственные для них засушливые условия. Было обнаружено, что происходят определенные изменения в направленности фотосинтеза и часть из них можно рассматривать как проявление приспособительных реакций растений к новым условиям.

Нам представлялось интересным проследить, какие изменения в направленности фотосинтеза листьев наблюдаются при противоположной смене условий существования: при попадании под полог леса светолюбивых растений поляи.

Так как под пологом сомкнутого древостоя трудно встретить луговые виды растений, нами были сделаны пересадки луговых дернин с открытой освещенной поляны под полог леса, описанного нами в предыдущей работе (Тарчевский, Вдовина, Гайнутдинова, 1961). Пересадки производились осенью 1958 г., площадь дернин была равна $0{,}5 \times 0{,}5$ м^2, глубина — 20 см. Чтобы нивелировать условия пересадки, контрольные дернины на поляне также были подвергнуты пересадке.

В качестве объектов исследования были выбраны: ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) — верховой, рыхлокустовой многолетний злак, и тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.) — длиннокорневищный многолетник. Оба эти растения являются типичными мезофитами, имеющими очень широкую экологическую амплитуду, но отличаются друг от друга степенью светолюбия. Ежа довольно теневыносливое растение и способна произрастать даже под пологом сомкнутых насаждений. Тысячелистник же — растение светолюбивое и в лесу встречается только в окнах или на прогалинах и полянах.

Пробы были взяты 23 VII 1959, когда растения полностью прижились после пересадки.

К моменту взятия проб растения, помещенные под пологом леса, сильно отставали в развитии от контрольных растений на поляне: значительно снизилась интенсивность побегообразования и замедлилось наступление фенологических фаз. Тысячелистник в день взятия проб на поляне находился в фазе цветения, в то время как в лесу у него генеративные побеги не развились совершенно, растения имели слабые стелющиеся стебли и очень тонкие листья. Ежа меньше реагировала на изменение условий существования, хотя и у нее при пересадке под полог леса наблюдалось уменьшение числа вегетативных и генеративных побегов и запаздывание в наступлении фенологических фаз: на поляне в день взятия проб ежа цвела, а в лесу растения еще только вступили в фазу колошения.

В момент взятия проб условия существования растений на поляне и под пологом леса сильно отличались. Температура воздуха в тени на поляне была 25, а под пологом леса — 22°, соответственно, относительная влажность воздуха была 40 и 70%, освещенность — 9000 и 140 люксов.

Методика взятия проб, разделения и определения продуктов фотосинтеза описана нами ранее (Тарчевский, Вдовина, Гайнутдинова, 1961). Определение абсолютных величин интенсивности фотосинтеза производилось с помощью метода, разработанного в лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР (Заленский, Семихатова, Вознесенский, 1955; Вознесенский, 1960), с использованием содержащих C^{14} стандартных порошков листьев, любезно предоставленных в наше распоряжение сотрудниками этой лаборатории.

Сильное изменение условий существования вызвало значительное изменение интенсивности (табл. 1) и направленности (табл. 1 и 2) фотосинтеза у пересаженных под полог леса растений, особенно у тысячелистника. У тысячелистника интенсивность фотосинтеза снизилась в 18 раз, а у ежи — только в 5 раз. У тысячелистника наблюдается и более заметное изменение направленности фотосинтеза, что выражается в уменьшении доли радиоактивности в высокомолекулярных соединениях, особенно в клетчатке (табл. 1). Последним можно объяснить факт полегания стеблей и листьев у тысячелистника под пологом леса. В листьях ежи, произрастающей на поляне и под по

ТАБЛИЦА 1

Фотосинтетическое включение C^{14} в листья растений, произрастающих на поляне и под пологом леса

Виды	Условия произрастания	Поглощение углерода (в тыс. имп. в 1 мин. на 1 г сырого веса листьев)	Интенсивность фотосинтеза (в мг CO_2 на 1 г сырого веса листьев за 1 час)	Включение C^{14} в: низкомолекулярные продукты фотосинтеза	высокомолекулярные продукты фотосинтеза	клетчатку
Тысячелистник	Поляна . . .	7316 ± 310	27,0	95,2 ± 0,6	4,8 ± 0,6	0,86
	Лес	410 ± 28	1,5	97,1 ± 0,3	2,9 ± 0,3	0,25
Ежа	Поляна . . .	1531 ± 137	5,6	94,0 ± 1,3	6,0 ± 1,3	0,85
	Лес	297 ± 27	1,1	92,3 ± 2,2	7,7 ± 2,2	0,91

ТАБЛИЦА 2

Образование продуктов фотосинтеза у растений на поляне и под пологом леса

Соединения	Содержание C^{14} в процентах от радиоактивности фракции низкомолекулярных продуктов фотосинтеза			
	тысячелистник		ежа	
	поляна	лес	поляна	лес
Фосфорные эфиры	15 ± 4	32 ± 3	9 ± 1	36 ± 2
Сахароза	49 ± 7	12 ± 2	40 ± 4	20 ± 2
Глюкоза	Следы	15 ± 2	Следы	3 ± 2
Серин	7 ± 1	2 ± 1	20 ± 2	8 ± 1
Аланин	10 ± 3	14 ± 3	14 ± 2	5 ± 1
Гликокол	Следы	Следы	Следы	8 ± 3
Аспарагиновая кислота	»	20 ± 3	»	8 ± 3
Гликолевая кислота	19 ± 4	Следы	17 ± 6	Следы
Яблочная кислота	Следы	»	Следы	7 ± 2
Глицериновая кислота	»	5 ± 3	»	5 ± 3

логом леса, не обнаружено достоверной разницы во включении C^{14} в высокомолекулярные соединения, в том числе в клетчатку.

Особый интерес представляет перераспределение углерода в соединениях, относящихся к низкомолекулярным продуктам фотосинтеза (табл. 2). Вновь, как сообщалось о том и ранее, (Тарчевский, Вдовина, Гайнутдинова, 1961), найдено, что в условиях пониженной освещенности сильно заторможена скорость «пути углерода в фотосинтезе». Об этом свидетельствует тот факт, что в листьях растений под пологом леса C^{14} в большем количестве обнаруживается в составе органических фосфатов и в меньшем количестве — в сахарозе, по сравнению с листьями растений на поляне. Известную роль в этом может сыграть не только изменение освещенности, но и снижение температуры листьев растений под пологом леса. Раньше было показано, что скорость «пути углерода в фотосинтезе» может повышаться при повышении температуры в условиях атмосферной засухи (Тарчевский, 1958) и очень понижается при фотосинтезе хвойных деревьев в условиях зимних отрицательных температур (Тарчевский, Мазурова, Петрова, 1959).

Интересно то, что в листьях растений под пологом леса C^{14} более интенсивно включается в состав глюкозы. Факт перераспределения углерода между сахарозой и глюкозой может быть понят, если учесть, что для образования сахарозы из гексозофосфатов требуется затрата АТФ (Burma a. Mortimer, 1956). Так как при снижении освещенности происходит значительное уменьшение количества АТФ, образующейся в процессе фотосинтетического фосфорилирования (Arnon, Allen, Whatley, 1958; Мильман, 1959, и др.) то должно затрудняться и образование сахарозы. В то же время образование свободных гексоз из гексозофосфатов не требует затраты энергии.

После пересадки растений под полог леса изменяется распределение поглощенного при фотосинтезе C^{14} среди органических кислот и аминокислот. На поляне и у тысячелистника и у ежи наблюдается очень сильное, по сравнению с растениями под пологом леса, мечение гликолевой кислоты. Факт накопления гликолевой кислоты на свету был отмечен ранее П. А. Колесниковым (1959) в опытах без применения радиоактивного углерода. Он объясняет это явление тем, что на свету в зеленых клетках происходит значительное снижение окислительной способности оксидазы гликолевой кислоты. Вполне вероятно, что увеличение количества гликолевой кислоты приводит (хотя бы частично) к накоплению C^{14} в серине, так как гликолевая кислота может быть предшественником серина (Tolbert, Cohan, 1953). О значительном усилении включения углерода в серин при фотосинтезе растений на поляне по сравнению с растениями находящимися под пологом леса, можно судить по данным табл. 2.

Усиление включения C^{14} в глицериновую кислоту в листьях растений под пологом леса по сравнению с растениями на поляне свидетельствует об окислении части промежуточных продуктов фотосинтеза. По мнению Мортимера (Mortimer, 1961), предшественником глицериновой кислоты является фосфоглицериновый альдегид или один из нестабильных компонентов «гексозофосфатной» фракции.

Усиление включения углерода в аспарагиновую кислоту в листьях растений под пологом леса связано, по всей вероятности, с более интенсивным вовлечением продуктов фотосинтеза в цикл Кребса и последующим аминированием их. В самом деле, в листьях ежи под пологом леса в состав одного из соединений цикла Кребса, — яблочной кислоты, — включается гораздо больше C^{14}, чем на поляне.

У растений ежи на поляне наблюдается более интенсивное фотосинтетическое включение углерода в состав аланина, чем под пологом леса. Это соответствует представлениям об «аланинном эффекте» (Тарчевский, 1959), согласно которым в засушливых условиях происходит усиление фотосинтетического образования аланина, что способствует связыванию аммиака и предотвращает аммиачное отравление растений. В связи с этим может показаться странным отсутствие такого эффекта у растений тысячелистника: в листьях тысячелистника под пологом леса в аланин включается даже больше C^{14}, чем на поляне. Однако нужно учесть, что интенсивность синтетических процессов в листьях тысячелистника под пологом леса значительно снижена, о чем можно судить по уменьшению включения C^{14} в высокомолекулярные соединения (табл. 1). Вполне возможно, что в условиях пониженной освещенности начинает преобладать гидролитическая активность ферментов, что приводит к накоплению аммиака и появлению «аланинного эффекта».

Мы считаем, что изменение направленности фотосинтеза листьев растений, наблюдающееся после пересадки их с полян под полог леса, является отражением определенных энергетических затруднений, которые испытывают растения в условиях недостаточной освещенности.

Обращает на себя внимание, что при уменьшении освещенности растений под пологом леса в 64 раза по сравнению с растениями поляны интенсивность фотосинтеза снижается всего в 5 раз у ежи и в 18 раз у тысячелистника. Известно, что при уменьшении освещенности для осуществления восстановления CO_2 может использоваться меньшее количество квантов света, за счет того, что на осуществление фотосинтетического процесса начинает расходоваться не только АТФ, образующаяся при фотосинтетическом фосфорилировании, но и при окислительном фосфорилировании, сопряженном с процессами дыхания (Кальвин и Басхэм, 1956). При этом в русло дыхательного метаболизма начинает попадать бо́льшая доля продуктов фотосинтеза, в связи с чем больше C^{14} начинает обнаруживаться в органических кислотах, яблочной и глицериновой. Дефицит АТФ, который должен возникать в листьях растений при снижении освещенности, вызывает торможение ряда процессов, требующих для своего осуществления затраты АТФ: синтеза высокомолекулярных соединений из низкомолекулярных, синтеза сахарозы из ге́ксозофосфатов. В связи с этим углерод, усвоенный в процессе фотосинтеза, начинает накапливаться в низкомолекулярных продуктах фотосинтеза и не в сахарозе, а в свободных гексозах.

Нарушения интенсивности и направленности фотосинтеза у растений после пересадки их с поляны под полог леса наиболее резко проявляются у растений тысячелистника, что позволяет понять факт отсутствия тысячелистника под пологом леса в естественной обстановке.

Литература

Вознесенский В. Л. (1960). Сравнительная характеристика и теоретические основы радиометрического метода исследования фотосинтеза растений. Автореф. канд. диссерт., — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Кальвин М. и Д. Басхэм. (1956). Фотосинтетический цикл. Применение радиоактивных изотопов в промышленности, медицине и сельском хозяйстве. Докл. иностр. ученых на междунар. конф. по мирн. использ. атомн. энергии. — Колесников П. А. (1959). Дыхание и фотосинтез в биохимическом аспекте. Проблемы фотосинтеза. — Мильман Л. С. (1959). Фотосинтетическое фосфорилирование. Усп. совр. биолог., 48, 2 : 155. — Тарчевский И. А. (1958). Продукты фотосинтеза листьев пшеницы и влияние на их образование почвенной и атмосферной засухи. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 118, 1 : 111. — Тарчевский И. А. (1959). К вопросу о влиянии засухи на образование продуктов фотосинтеза. Бот. журн., 4 : 513. — Тарчевский И. А., А. И. Вдовина, Н. А. Гайнутдинова. (1961). Образование продуктов фотосинтеза у теневыносливых растений, под пологом леса и на лесосеке. Бот. журн., 9. — Тарчевский И. А., Л. П. Мазурова, Л. П. Петрова. (1959). О зимнем фотосинтезе хвои ели. Научн. конфер. по вопр. морфо-физиолог. периодичности древесн. раст. (рефераты и тезисы докл.), Уфа. — Arnon D. I., M. B. Allen, F. K. Whatley. (1958). Assimilatory power in photosynthesis. Science, 127, 3305 : 1026. — Burma D. P., D. C. Mortimer. (1956). The Biosynthesis of Uridine Diphoshate Glucose and Sucrose in Sugar Beet leaf. Arch. Bioch. and Bioph., 62, 1 : 16. — Mortimer D. C. (1961). Some observations on the Formation of Glyceric Acid dirung photosynthesis experiments. Can. Journ. Bot., 39,1 : I. Tolbert N. E. a. M. S. Cohan. (1953). Products formed from Glycolic Acid in plants. Journ. Biol. Chem., 204, 2 : 649.

Казанский государственный университет.

(Получено 20 IV 1961).

Т. Г. Полозова

СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ *BETULA NANA* L. В ЛЕСОТУНДРЕ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

С 2 рисунками

Betula nana — кустарник, господствующий на огромных площадях в подзоне кустарниковых тундр, широко распространенный в северных редколесьях, в лесотундре и на болотах лесной зоны. Частью предпринятой нами работы по изучению биологии, экологии и ценотической роли *B. nana* является вопрос о ее семенном возобновлении, почти совершенно не освещенный в литературе (Söyrinki, 1938). Возобновление этого вида мы изучали летом 1960 г. на лесотундровом стационаре лаборатории растительности Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР, на юге Большеземельской тундры. Пологоувалистая равнина в окрестностях стационара занята главным образом северными березово-еловыми редколесьями. В нижних частях склонов долин развиты различные ассоциации ерниковой тундры. По мере удаления к западу от долины р. Усы, общая высота местности повышается, редколесья исчезают со склонов и вершин увалов, а их место занимают кустарниковые тундры с господством *B. nana*.

Для наблюдений за возобновлением ерника были выбраны участки в трех наиболее распространенных формациях района. Ниже приводим краткие описания этих участков.

Участок № 1. Мохово-лишайниковая кустарничковая (голубично-вороничная) пятнистая тундра с *B. nana* в верхней части склона ЮЮЗ экспозиции. Микрорельеф образован несколько приподнятыми пятнами (около 20% поверхности) и понижениями между ними глубиной в 10—25 см. Кустарники (*Betula nana* L. — sp. gr., *Salix glauca* L. — sol., *S. phylicifolia* L. — sol.) сомкнутого яруса не образуют и лишь слегка возвышаются над травяно-кустарничковым ярусом (высотой 8—10 см) из *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hager. — $cop._1$—$cop._2$, *Vaccinium uliginosum* L. — $cop._1$— sp. gr., *V. vitis idaea* L. — sp., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — sp., *Ledum palustre* L. — sol., *Rosa acicularis* Lindl. — sol., *Festuca orina* L. — sol., *Calamagrostis lapponica* (Wahlbg.) Hartm. — sp. Мохово-лишайниковый покров мощностью 3—7 см состоит из *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Dicranum* spp., *Polytrichum juniperinum* Willd., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. Среди лишайников преобладают *Cladonia silvatica* (L.) Hoffm., *C. rangiferina* (L.) Web., *C. uncialis* (L.) Web., *C. gracilis* (L.) Willd., *Nephroma arcticum* (L.) Torrs., *Cetraria nivalis* (L.) Ach., *C. cucullata* (Bell.) Ach., *Stereocaulon paschale* (L.) Fr.

Участок № 2. Ерниковая плевроциево-политриховая (с кустарничками) тундра в средней части склона СВВ экспозиции к р. Маска-Шор. Поверхность образована буграми неправильной формы высотой 30—70 см, чередующимися с понижениями, которые местами заняты пятнами голого грунта в разных стадиях зарастания. Кустарниковый ярус хорошо развит, высота его 70—80 см, покрытие 60—65%, господствует *Betula nana* (sp.—$cop._1$), участвуют *Salix glauca* и *S. phylicifolia*. Кустарнички и травы (сомкнутого яруса не образуют): *Vaccinium uliginosum* — sol.—sp. gr., *V. vitis idaea* — sol., *V. myrtillus* L. — sol., *Empetrum hermaphroditum* — sol. gr., *Carex globularis* L. — cop., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. — sol., *Polygonum bistorta* L. — sol., *Festuca orina* — sol., *Solidago virga-aurea* L. — sol., *Arctous alpina* — rar., *Lycopodium selago* L. — rar., *Ledum palustre* — rar. В моховом покрове мощностью до 20 см господствуют: *Polytrichum strictum* Sm., *P. commune* Nedw., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Dicranum elongatum* Schleich. Роль лишайников невелика (2—3% покрытия), среди них преобладают *Cladonia silvatica*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *C. gracilis*, *Peltigera aphtosa* (L.) Willd., *P. canina* (L.) Willd., *Cetraria islandica* (L.) Ach.

Участок № 3. Сфагново-политриховое, вороннично-чернично-осочковое еловое редколесье с *Betula nana*. Близ водораздела правых притоков р. Усы. Микрорельеф образован бугорками неправильной формы, высотой 30—60 см и диаметром 0.5—2 м. Между буграми часты вытянутые термокарстовые западины, иногда заполненные водой.

Древесный ярус состоит из *Picea obovata* Ldb., высотой 9—11 м, диаметром 17—19 см, сомкнутостью 0.2. Обилен подрост ели и рассеянно встречается подрост березы.

Кустарниковый ярус состоит из *Betula nana*, покрытие 35—40%, высота 0.5—1 2 м.

Травяно-кустарничковый ярус (высота 10—15 см, покрытие 70%) состоит из *Vaccinium myrtillus* — sp., *V. vitis idaea* — sol., *V. uliginosum* — sol., *Empetrum hermaphroditum* — cop_1., *Ledum palustre* — sol., *Carex globularis* — $cop._2$, *Rubus chamaemorus* L. — sol., *Deschampsia flexuosa* — sol., *Eriophorum vaginatum* L. — sol., *Equisetum silvaticum* L. — sol. Мохово-лишайниковый ярус сплошной, мощностью 15 см, господствуют: *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *P. juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwgr., *Sphagnum robustum* Röll, *S. nemoreum* Scop., *S. angustifolium* C. Jens.

На описанных выше участках изучались строение и развитие генеративных побегов, сроки созревания и всхожесть семян, способы распространения семян, семенная продуктивность, размещение всходов и подроста в растительном покрове.

Цветение и плодоношение у *B. nana* начинается в возрасте 40 лет. Это связано с замедленным ростом в первые 20 лет. Древесные березы начинают плодоносить в насаждениях с 15—30 лет, отдельные деревья с 7—10 лет (Соболев, 1908).

Женские генеративные побеги, несущие сережки, в типичных случаях закладываются в пазухах листьев, в средней части ростовых побегов. В отличие от мужских, женские соцветия в зимующей почке сформированы неполностью и заканчивают свое развитие в следующий вегетационный период. Пыление происходит вместе с развертыванием листьев в течение 2—3 дней: на участках 1 и 2 одновременно (в 1960 г.—с 22 по 24 июня), в редколесьях — с запозданием на 3—5 дней. Рост женских сережек в длину продолжается до середине июля, утолщение сережек за счет роста боковых чешуек дихазия и орешков заканчивается в начале августа. Тогда же заканчивается увеличение линейных размеров орешка, независимо от того, сформировался в нем зародыш или нет. Изменяется цвет сережек: они сначала желтеют, затем буреют. Во второй половине августа сережки содержат уже вполне жизнеспособные семена.

Всхожесть семян урожая 1959 и 1960 гг. определялась в лабораторных условиях в 5 сроков с промежутками в 3—4 месяца, начиная с октября 1960 г. (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Лабораторная всхожесть семян *Betula nana* репродукции 1959 и 1960 гг. (в %) по срокам проращивания

Сроки определения всхожести	Дата сбора семян							
	участок № 1	участок № 2					участок № 3	
	30 VIII 1960	13 VI 1960	20 VIII 1960	17 VI 1961	23 VIII 1961	29 VIII 1961	9 VI 1960	21 VIII 1960
Октябрь 1960 г.	3	42	8	—	—	—	35	4
Январь 1961 г.	27	45	37	—	—		27	28
Март 1961 г.	39	43	55	—	—	—	34	36
Июль 1961 г.	43	36	34	—	—	—	28	39
Октябрь 1961 г.	3	3	0	51	1	1	10	0

Уже в первый срок выявилось резкое различие между зимовавшими на месте семенами урожая 1959 г. и незимовавшими семенами, собранными в августе 1960 г. В то время как первые имели всхожесть 42% (ерниковая тундра) и 35% (еловое редколесье), вторые — всего 8% (ерниковая тундра) и 4% (редколесье). Во второй срок посева (в январе) всхожесть незимовавших семян почти сравнялась со всхожестью зимовавших, а в марте даже несколько превысила последнюю. Сходные результаты получены и в 1961 г.: высеянные в октябре семена весеннего сбора урожая 1960 г. показали 51% всхожести, в то время как собранные осенью — всего 1%. Эти данные говорят, во-первых, о наличии периода покоя, длящегося, вероятно, не менее полугода, во-вторых, о том, что зимнее охлаждение заметно не влияет на всхожесть семян.

При лабораторном хранении всхожесть семян по истечении одного года резко падает, в то время как в природных условиях семена той же генерации сохраняют ее все еще достаточно высокой.

Наибольшей всхожестью (около 50%) обладают семена, собранные на открытых местообитаниях, в редколесьях же она несколько ниже (около 40%). Основная причина невсхожести семян в ерниковых тундрах — отсутствие зародыша без каких-либо внешних повреждений орешка. Такие семена составляют около 40%, 4% приходится на семена с поврежденным или загнившим зародышем, 6% — на нормально развитые семена, причину невсхожести которых при внешнем осмотре установить не удалось.

По данным Сёйринки (Söyrinki, 1938), семена *B. nana* из цетрариево-алекториевой тундры имели лабораторную всхожесть 34%.

Необходимо отметить в общем относительно более высокую всхожесть семян *B. nana* по сравнению с семенами *B. pubescens* и *B. verrucosa*. Для древесных берез в умеренных широтах приводится всхожесть в среднем 20—25%. Для лесотундры М. Ямала Б. Н. Норин (1958) приводит величину 2—10%. Наибольшую всхожесть семена древесных берез обнаруживают осенью, сразу после сбора (Степанов, 1930), в то время как у *B. nana* всхожесть в течение зимы, напротив, резко возрастает. В отличие от древесных берез, большая часть семян карликовой березки зимует на материнском растении. Под снег сережки уходят, как правило, с неопавшими семенами. В ерниковой тундре и редколесьях кустарниковый ярус целиком покрывается снегом, поэтому зимние ветры в этих усло-

вням в распространении семян заметной роли не играют. Основная часть семян (в ерниковой тундре до 83%) распространяется талыми водами. Во время таяния из-под снега освобождается вначале только основание ветвей, а кроны, несущие сережки, еще некоторое время остаются вмерзшими в снег. При вытаивании чешуйки семена (обычно из средней части сережки) легко опадают и подхватываются талой водой, сносящей их в углубления микрорельефа, где семена впоследствии находят подходящие условия для прорастания. В куске снега глубиной в 20 см и площадью 0.25 м², взятой в первой декаде июня с поверхности снегового покрова в ерниковой тундре, было обнаружено 247 семян *B. nana*; в таком же объеме снега, взятом в том же месте у поверхности почвы, семена полностью отсутствовали.

Оставшиеся на материнских растениях семена вполне жизнеспособны, имеют нормальную всхожесть и сохраняются в сережках почти до середины августа. Прорастая во второй половине лета, они создают некоторый резерв зачатков. В течение лета семена ерника осыпаются при механическом встряхивании кустов ветром и проходящими оленями. Р. Е. Левина (1958) пишет, что крылатые плоды тундровых эуанемохоров — низкорослых деревьев и кустарников — не приспособлены к парящему полету и едва ли разносятся на большие расстояния. В отношении *B. nana* в условиях хорошего снежного укрытия это, вероятно, соответствует действительности, тем более, что в летнее время переносу семян ветром не благоприятствует резко выраженный бугристый микрорельеф и подчас густые заросли ерника. Отметим также, что женские сережки *B. nana*, в отличие от *B. tortuosa* и *B. pubescens*, не поникающие, на коротких ножках, располагаются в верхних частях крон ветвей, чешуйки долго сохраняются на стерженьке сережки.

Плоды берез секции *Nanae* имеют меньшую ширину крылышек, по сравнению с плодами берез секции *Albae*, а в пределах секции наименьшая ширина крылышек наблюдается у тундровых видов — *B. nana* и *B. exilis*. В наших условиях ширина крылышек у плодов *B. nana* колеблется от 0.1 до 0.6 мм (у *Betula pubescens* в тех же условиях ширина крылышек варьирует от 0.8 до 1.7 мм). Женские сережки *B. nana* прямостоячие, на коротких ножках, располагаются в верхних частях крон ветвей. По весу семена *B. nana* занимают промежуточное положение среди тундровых растений и отнесены Порсильдом (Porsild, 1920) в одну группу с некоторыми злаками, осоками, лютиковыми, гвоздичными. Вес семян колеблется в зависимости от условий произрастания (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Основные показатели урожайности семян *Betula nana* в различных сообществах лесотундры

№ участка	Средний вес 1000 семян (в г)	Среднее количество семян в сережке	Количество сережек на 1 га	Количество семян на 1 га
1	0,2092	51	46000	2346000
2	0,2414	58	350600	20334800
3	0,2310	51	50000	2550000

Примечание. Подсчет сережек на каждом участке производился на 30 площадках по 10 м².

Самыми тяжелыми оказались семена из ерниковой тундры (средний вес 1000 семян в воздушно-сухом состоянии равен 0.2414 г); самыми легкими — семена из кустарничково-лишайниковой тундры (средний вес 1000 семян равен 0.2092 г.).

Среднее количество семян в сережке варьирует незначительно, но все же в ерниковой тундре оно выше, чем в других местообитаниях.

Урожайность учитывалась путем подсчета сережек на площадках в 10 м². Всего было заложено 90 таких площадок, по 30 в каждом из местообитаний. Из табл. 2 видно, что урожайность семян в ерниковой тундре почти в 8 раз превосходит урожайность в других местообитаниях.

Низкая урожайность, а также ограниченное количество подходящих для прорастания семян микробиотопов создают в редколесьях и сухих кустарничково-моховых тундрах неблагоприятные условия для появления всходов. В редколесьях всходы можно найти на плотных сфагновых подушках из определенных видов *Sphagnum*, а также по краям термокарстовых западин. В сухих кустарничковых лишайниково-моховых тундрах всходы нередки на обнажениях грунта, но подрост почти отсутствует из-за большой гибели всходов при пересыхании поверхности пятен. Часты всходы и на крупнобугристых болотах, в местах с плотным сфагновым покровом из *Sphagnum nemoreum* и *Sph. fuscum* (Schimp.) Klinggr.

Наиболее благоприятные условия для прорастания семян и роста всходов создаются в ерниковых тундрах благодаря особенностям их микрорельефа (рис. 1). Бугорки с минеральной основой, высотой 30—60 см, разнообразной формы и размеров (до 3 м в поперечнике) разделены понижениями, то узкими, то более широкими, которые местами сливаются друг с другом. В понижениях микрорельефа повсеместно встречаются пятна, образовавшиеся при разрушении бугров или в результате выпивания грунта на поверхность (особенно по склонам). Центр пятна разбит трещинами с участками голого грунта. Пространство между ними покрыто коркой из печеночников, водорослей, молодых талломов лишайников, особенно видами из р. *Stereocaulon*. Со скло-

ТАБЛИЦА 3

Возрастной состав подроста *Betula nana* на пятнах в ерниковой тундре (количество экземпляров)

№ пятна	Возраст в годах								
	1—5	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40	41—45
1	18	3	2	2	2	—	1	—	—
2	91	8	6	4	12	12	2	3	3
3	60	2	2	5	2	1	2	—	1

лов бугорков на пятно распространяются вегетативно разрастающиеся кустарнички и обычные для ерниковой тундры мхи (из родов *Dicranum*, *Pleurozium*, *Polytrichum*). Эти пятна являются основными микробиотопами возобновления *Betula nana*, а также ив и некоторых кустарничков — *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*.

Возобновлению *B. nana* на пятнах благоприятствуют: 1) постоянный приток семян, сносимых в микропонижения водой при таянии снега; 2) отсутствие сплошного мохового покрова, препятствующего появлению всходов; 3) достаточная влажность почвы в начале лета в понижениях микрорельефа. Для изучения размещения всходов и подроста производилась зарисовка пятен с картированием всех всходов и подроста и последующим определением их возраста. Было зарисовано 3 пятна на участке № 2, в ерниковой тундре. Проанализируем размещение всходов и подроста на одном из них (рис. 2).

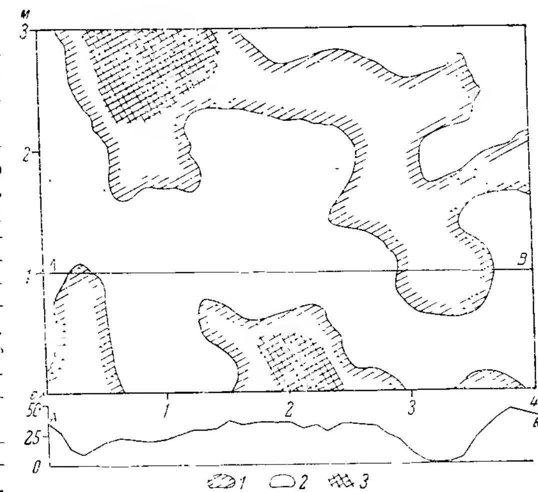


Рис. 1. Характер микрорельефа в ерниковой тундре.

1 — микропонижения; 2 — бугорки; 3 — пятна голого грунта.

Все всходы и подрост до 10-летнего возраста концентрируются исключительно на той части пятна, где отсутствует сплошной покров из зеленых мхов и преобладают печеночники. Это говорит о том, что прорастание семян *B. nana*, в отличие от семян *B. pubescens* и *B. tortuosa*, возможно лишь при отсутствии сплошного мохового покрова (Тихомиров, 1952). Открытый грунт из-за быстрого пересыхания поверхностного слоя также мало пригоден для прорастания семян. Очень много всходов погибает уже в первый год жизни. В сухое лето 1960 г. почти все проросшие в июне семена погибли во время засухи в июле, и лишь во второй половине августа, после выпадения осадков, появились новые редкие всходы. О большом отпаде всходов и подроста говорит тот факт, что 1—5-летние растения составляют более половины всего их количества (табл. 3).

Всходы карликовой березки очень мелки. Все растение от кончика корня до верхушечной почки к концу первого года жизни едва достигает 2 см, а корни лишь слегка превышают в длину 1 см. Поэтому всходы могут существовать лишь в тесном контакте с влажным субстратом, каким являются пятна в начале зарастания или плотный сфагновый покр в.

Подрост старше 30 лет разбросан вокруг куртин «печеночников» на пятне, т. е. уже в зоне разрастания зеленых мхов. Максимальное расстояние от кустов *B. nana*, отмеченных на рис. 2, звездочками (возраст свыше 40 лет), до границы распространения мхов в пределах пятна составляет около 30 см. Это дает приблизительное представление о темпах зарастания поверхности пятна зелеными мхами с периферии. Максимальный возраст растений *B. nana*, развившихся из семян (имеется система главного корня) на этом пятне, — 54 года. На основании этого мы можем заключить, что «возраст» самого пятна более 50 лет, так как всходы появляются уже на первичном растительном покрове, кроме того, самые первые всходы могли не сохраниться. Аналогичную картину можно видеть и на других пятнах. Густота подроста на пятнах значительна. Так, на пятне площадью 0.425 м², о котором говорилось выше, был обнаружен 141 экземпляр всходов и подроста *B. nana*.

Многочисленные стволики куртин *B. nana* ветвятся под моховым покровом, в торфянистом слое, как правило, не соприкасаясь с минеральной частью почвы. Основания же куртин ерника, когда их можно обнаружить, чаще всего расположены на повышениях микрорельефа, в непосредственной близости к грунту, под 20—25-сантиметровым слоем мха и торфа. В минеральной части почвы оканчивается и большинство старых корней. По-видимому, когда-то эти приподнятые участки были поверхностью пятен, где из семян выросли молодые растения, давшие начало куртинам.

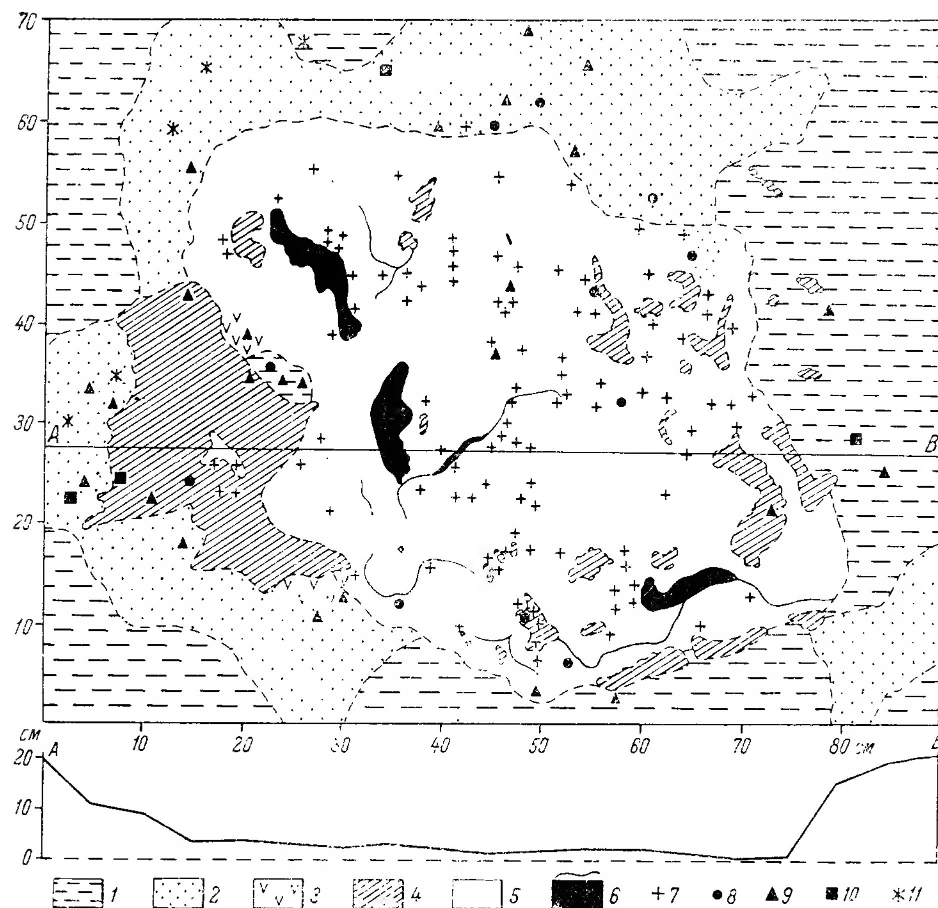


Рис. 2. План пятна с размещением на нем всходов и подроста *Betula nana* (ерниковая тундра).

1 — участки с вегетативными побегами *B. nana* и кустарничков и господством *Pleurozium schreberi* в моховом покрове; *2* — участки с вегетативными побегами *B. nana* и кустарничков и преобладанием мхов из р. *Polytrichum*; *3* — участки, покрытые *Dicranum* sp.; *4* — участки с господством *Stereocaulon paschale*; *5* — покров из печеночников, водорослей, протонемы мхов, молодых талломов лишайников со всходами и подростом кустарников и кустарничков; *6* — пятна голого грунта и трещины; *7* — подрост *B. nana* 1—10-летнего возраста; *8* — подрост *B. nana* 10—20-летнего возраста; *9* — подрост *B. nana* 20—30-летнего возраста; *10* — подрост *B. nana* 30—40-летнего возраста; *11* — подрост *B. nana* старше 40 лет.

Овладев методикой определения возраста куртин, вероятно, возможно было бы с некоторым приближением определить длительность существования отдельных элементов бугристого микрорельефа ерниковых тундр.

Подводя итоги сказанному, отметим, во-первых, своеобразие семенного возобновления *Betula nana* в условиях лесотундры по сравнению с *B. pubescens* и *B. tortuosa*: большая и более продолжительно сохраняющаяся всхожесть семян, наличие периода покоя, преимущественное распространение семян талыми водами; во-вторых, черты сходства в семенном возобновлении с кустарничками (Солоневич, 1956). Медленный рост в первые годы жизни и приуроченность семенного возобновления к местам с нарушенным растительным покровом (главным образом — к зарастающим пятнам).

Литература

Левина Р. Е. (1958). Способы распространения плодов и семян эдификаторов растительного покрова СССР. Уч. зап. Ульяновск. гос. пед. инст., II, 1. — Норин Б. Н. (1958). К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре. В сб.: Растит. Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. — Соболев А. Н. (1908). Плодоношение лесных насаждений. Изв. Лесн. инст., 18. — Солоневич Н. Г. (1956). Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков. В сб.: Растит. Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. — Степанов Н. Н. (1930). Древесные семена, их свойства, сбор и хранение. — Тихомиров Б. А. (1952). Значение мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера. Бот. журн., 5. — Porsild M. A. E. (1920). Sur le poids et les dimensions des graines arctiques. Revue gener. Bot., 32. — Söyrinki N. (1938). Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn., 11, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 II 1962).

Н. А. Лебедева

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ У ТОМАТА

Межвидовая гибридизация томата (*Lycopersicon*) является одним из важнейших методов современной селекции этой хозяйственноценной культуры. Этот метод дает возможность получения новых сортов, устойчивых к различным заболеваниям, имеющих более высокий процент сухого вещества, сахаров, витаминов и т. д. Однако виды томата весьма трудно скрещиваются между собой. Это навело нас на мысль, опираясь на опыт получения межвидовых гибридов у картофеля с помощью полиплоидии, использовать ее и в селекции томата.

В качестве исходного материала были взяты: семена трех образцов вида *Lycopersicon esculentum* Mill. (2n=24) — 'Бизон', гибрид 'Бизон' × 'Эрлиана' и 'Персиковидный'; смородиновидный томат *L. racemigerum* Lange (2n=24), два диких зеленоплодных вида *L. hirsutum* Humb. et Bonp. (2n=24) и *L. peruvianum* Mill. (2n=24), устойчивые к заболеванию фитофторозом и некоторыми другими грибными заболеваниями. Работа проводилась в 1948—1950 и 1953—1960 гг. в Пушкинских лабораториях Всесоюзного института растениеводства (ВИР).

Для удвоения числа хромосом семена томатов обрабатывались водным 0.5%-м раствором колхицина. Подсчет хромосом проводился в корешках в стадии метафазы. Корешки фиксировались по Навашину, окраска комбинированная: гематоксилин Гейденгайна и эозин.

Lycopersicon esculentum

Полученные тетраплоиды *L. esculentum* (2n=48) отличались от исходных диплоидных форм большей вегетативной мощностью, но эта разница в количественном выражении морфологических признаков была менее значительной, чем у многих диких видов картофеля. Заметить ее можно было только при условии выращивания как диплоидов так и тетраплоидов в абсолютно одинаковых условиях, так как растение томата очень пластично, его габитус и мощность сильно меняются в зависимости от условий выращивания.

У тетраплоидных растений увеличилась высота стеблей. Стебли стали более толстыми и на многих растениях наблюдалась фасциация: главный стебель состоял из двух сросшихся стеблей, иногда с ним срастались один или два пазушных побега. Часто фасциация встречалась и у цветков. Листья тетраплоидов крупнее, толще и более темно-зеленые. Вес надземной части растения тетраплоида примерно на 30% больше, чем у диплоида. Корневая система тетраплоидов развита сильнее, чем у диплоидов, вес ее в среднем на 34% больше, чем у последних.

Соцветия у тетраплоидов больше, иногда прорастают в листовые побеги. Цветение кисти очень продолжительное: когда первые цветки отцвели и уже завязались ягоды, то на концах соцветий все еще есть мелкие бутоны. В некоторых соцветиях бывает по 60—70 цветков, но не все из них дают плоды, некоторые оказываются стерильными. Фертильность тетраплоидов томатов сильно понижена. Если у диплоидного растения сорта 'Бизон' на 1 плод в первой-второй кистях приходится в среднем 80 семян, то у тетраплоидного растения этого же сорта в первом поколении часто встречаются совсем бессемянные плоды, а в тех плодах, где есть семена, количество их не превышает 5—6. В последующих поколениях фертильность несколько возрастает и в 7—8 поко-

лениях на один плод в среднем приходится 15—20 семян. Тетраплоидные семена почти такой же длины и ширины, что и диплоидные, но толще последних. Некоторые тетраплоидные семена имеют неправильную угловатую форму. Плоды тетраплоидов по размерам не отличаются от диплоидных, но имеют более плотную консистенцию и значительно слаще на вкус. Биохимический анализ, выполненный в отделе биохимии ВИР'а Г. А. Луковниковой, показал, что плоды тетраплоидов, по сравнению с диплоидами, имеют на 1% больше сухого вещества и на 1% больше сахаров (см. таблицу). Количество витамина С в плодах почти не изменилось. Увеличение на 1% сухого вещества в плодах имеет большое значение как при их транспортировке, так и при переработке.

Отрицательным свойством тетраплоидных томатов, особенно в условиях Ленинградской области, является их большая позднеспелость по сравнению с диплоидами.

Изменение биохимического состава плодов томатов при полиплоидии

Наименование образца	Количество хромосом	Сухое вещество (в %)	Общий сахар (в %)
'Бизон'	24	5.63	2.33
Полиплоид сорта 'Бизон'	48	6.60	3.54

Тетраплоиды зацветают примерно на 10—12 дней позднее и до наступления заморозков не успевают дать полного урожая. В большинстве случаев урожай плодов в условиях открытого грунта в Ленинградской области на одно тетраплоидное растение ниже, чем у диплоида. Но картина меняется при выращивании их в закрытом грунте. В то время как диплоидные растения сорта 'Бизон' имеют ограниченный вегетативный рост и после образования 5—6 цветочных кистей он прекращается, тетраплоидные растения этого сорта растут и цветут до самой зимы и благодаря такому сильно растянутому плодоношению успевают дать за сезон в 1.5 раза больше плодов на одно растение, чем диплоиды. Поэтому нам представляется перспективным испробовать культуру тетраплоидных томатов в южных районах нашей страны, где они будут иметь больший период времени для плодоношения.

Следует заметить, что для получения тетраплоидов надо привлекать более разнообразный исходный материал и затем вести среди тетраплоидов отбор, так как даже полиплоиды одного сорта далеко не идентичны по своим свойствам; среди них попадаются как растения с исключительно низкой урожайностью вследствие резкого понижения фертильности, так и сравнительно урожайные, не уступающие в этом отношении диплоидам. Скрещивание тетраплоидных растений различных сортов между собою дает возможность получить гибриды с более или менее нормальной фертильностью и плодовитостью, что в сочетании с большей сахаристостью плодов и с большим содержанием сухого вещества в них может дать существенную прибавку урожая.

Lycopersicon racemigerum

Тетраплоидные растения *L. racemigerum* (2n=48) обладают большей вегетативной мощностью по сравнению с диплоидами; стебли их толще и выше, листья с более крупными и толстыми долями. Все части цветка крупнее. У диплоида венчик диаметром 10—12 мм, у тетраплоида 20—22 мм. Цветочные кисти на тетраплоидах имели в среднем в 1.5 раза больше цветков, чем у диплоидов. Плоды по размерам такие же, как и у диплоидов. В первый год фертильность тетраплоидов оказалась сильно пониженной, образовалось много бессемянных плодов, а там, где были семена, количество их не превышало 1—2, редко 3. В последующих поколениях фертильность несколько восстанавливается: в четвертом поколении на 1 плод в среднем приходится 8—10 семян, бессемянных плодов нет.

Тетраплоидные семена по размерам значительно крупнее диплоидных. Плоды этого вида обладают повышенным содержанием сухого вещества и устойчивостью к *Cladosporium fulvum*. Тетраплоидные формы легче скрещиваются с *L. esculentum* и могут быть использованы для получения новых сортов, устойчивых к *C. fulvum* и с более высоким процентом сухого вещества в плодах (Daskaloff, 1942).

Lycopersicon hirsutum

Это дикий зеленоплодный вид томата, устойчивый к поражению фитофторой.

Тетраплоиды *L. hirsutum* (2n=48) по вегетативной мощности мало чем отличаются от диплоидных растений, имеют лишь бо́льшие размеры цветков. Тетраплоиды имеют бо́льшую длину вегетационного периода и цветут под Ленинградом только осенью, так что получить плоды можно лишь в закрытом грунте. Плоды тетраплоидов мельче, чем у диплоидов, фертильность сильно понижена: большинство плодов имеют по 2—3 семени, а многие и вообще оказываются бессемянными. Возрастание фертильности в последующих поколениях пока не прослежено, так как не каждый год удается получить семена от самоопыления.

Lycopersicon peruvianum

Это дикий вид томата с зелеными опушенными плодами. Устойчив к заболеванию фитофторой и другим грибным заболеваниям.

Тетраплоиды *L. peruvianum* (2n=48) по сравнению с диплоидами обладают более длинными и толстыми стеблями, более крупными листьями с более широкими и толстыми долями. Значительно крупнее все части цветка; у диплоида диаметр венчика 12—15 мм, у тетраплоида 20—25 мм. Диплоидные растения дают плоды от самоопыления преимущественно на коротком дне, хотя, как нам кажется, здесь основную роль играет не длина дня, а температура, так как нам приходилось наблюдать, как растения, находящиеся в оранжерее, и, следовательно, при более высокой температуре, давали плоды и на длинном дне. Тетраплоидные растения *L. peruvianum* вообще не чувствительны к длине дня и дают плоды как на коротком, так и на длинном дне. Размеры плодов одинаковы и у диплоидов, и у тетраплоидов — диаметр их 1—2 см.

Фертильность тетраплоидов понижена, количество семян на один плод у диплоидов 80—100, у тетраплоидов 8—10, но в четвертом поколении количество семян в отдельных плодах достигает 25—30. Семена таких же размеров, как и у диплоидов, только у последних они продолговатые, а у тетраплоидов более округлые.

В 1957 г. плоды как диплоидных, так и тетраплоидных растений были подвергнуты искусственному заражению различными расами фитофторы в лаборатории иммунитета ВИР-а. Плоды не поразились. В открытом грунте, несмотря на сильное развитие фитофторы в 1957 г., на растениях *L. peruvianum* также не было замечено пятен фитофторы.

Диплоидные растения с большим трудом скрещиваются с сортами вида *L. esculentum*, у тетраплоидов же скрещиваемость значительно облегчается. Тетраплоидные растения *L. peruvianum* можно использовать для выведения новых сортов томатов, устойчивых к поражению фитофторой.

Результаты нашей работы говорят, что метод полиплоидии может быть с успехом использован в селекции томатов. Пользуясь этим методом, можно скрестить многие дикие виды томатов с селекционными сортами, которые в обычных условиях почти не скрещиваются. Те ценные свойства и признаки, благодаря которым дикие виды вовлекаются в селекцию при полиплоидии, не только сохраняются, но зачастую и усиливаются.

Но не следует думать, что создание полиплоидов — это такой универсальный метод, который один может создать новый сорт. Он не исключает и других методов селекции, таких, как гибридизация, отбор и прочие, и может принести успех только в сочетании с ними.

Литература

Брежнев Д. Д., К. В. Иванова и Г. Б. Батыгина. (1958). Отдаленная гибридизация в роде *Lycopersicon* Mill. Докл. на совещ. по отдален. гибридиз. раст. и животн., 2. — Daskaloff Chr. (1942). Ergebnisse aus Kreuzungen *Solanum racemigerum* × 'Sorja' und 'Plowdiwer'. Der Züchter, 14, 5.

(Получено 26 X 1961).

Пушкинские лаборатории
Всесоюзного института
растениеводства,
г. Пушкин.

Г. Н. Зайцев

ОЗЕЛЕНЕНИЕ Г. ВЫБОРГА

Выборг, один из древнейших городов, был основан шведами в 1293 г., по преданию на острове «Старый Выборг» (Vanha Wiipuri), где сейчас находится парк Монрепо. В 1710 г. Выборг был взят с боя русскими войсками при личном участии Петра I и с тех пор принадлежал России. В связи с тем, что город исстари служил важным стратегическим пунктом, он носит своеобразный облик морского города-крепости. Однако, несмотря на это суровое предназначение и северное месторасположение, Выборг сравнительно хорошо озеленен. На его опрятных улицах часто встречаются посадки деревьев, кустарников и травянистых декоративных растений. Сравнительно небольшой город (число жителей несколько больше 50 тыс. человек) имеет довольно крупный парк Монрепо, сквер с древесными посадками по набережной 40-летия комсомола (от вокзала до рынка), сквер по Садовой улице, большой бульвар, или скорее парк, по ул. Ленина, Петровский сад на Петровской площади.

Парк Монрепо (в переводе с французского — «мой отдых»), единственный в своем роде, имеет чрезвычайно своеобразный облик. Основная тема его ландшафта — огромные глыбы гранита, разбросанные по живописному лесу с преобладанием сосны; кра-

сивы скалы, обрывающиеся к морю. Парк был основан силами воинских частей в 70-х годах XVIII в. выборгским губернатором Петром Алексеевичем Ступишиным (умер в 1782 г.) и некоторое время принадлежал императрице Марии Феодоровне. Затем парк был подарен барону Л. Г. Николаи и был родовым имением Николаи вплоть до Октябрьской революции. За это время здесь появились различные сооружения: дачи, беседки, башни и др., из которых сохранились до наших дней немногие, были поставлены статуи и обелиски, относящиеся к фамильным событиям владельцев имения, например на скале был воздвигнут обелиск в честь зятей П. Н. Николаи — герцогов Броглио, павших в боях под Аустерлицем и Кульмом, построен замок Людвигштейн с фамильными гробницами на Острове смерти, на который перекинут мостик с побережья. В парке имеется также родник, который требует санитарного благоустройства, скалистая стена, которая могла бы быть чрезвычайно эффектной для посадки альпийских растений, пещера в гранитной скале.

Парк культуры и отдыха, б. Монрепо, площадью 37 га, находится на северо-западе от Выборга, на берегу Сайменского канала, в пос. Северный (4 км езды на автобусе № 6). Экзотов в парке почти нет, его насаждения составляют ольха серая — *Alnus incana*, береза бородавчатая — *Betula pendula*, ель обыкновенная — *Picea abies*, сосна обыкновенная — *Pinus sylvestris*, реже дуб летний — *Quercus robur*, клен остролистный — *Acer platanoides*. Замечательны большие деревья рябины обыкновенной — *Sorbus aucuparia*, до 38 см в диаметре на высоте груди. Из кустарников встречаются обычные виды спирей — *Spiraea*, ивы — *Salix*, крушины — *Rhamnus*, жимолости — *Lonicera* и др., кое-где вьется хмель. Из садовых форм деревьев имеется ольха серая разрезнолистная — *Alnus incana* var. *acuminata* Reg., а из экзотов можно отметить несколько чахлых деревьев туи западной — *Thuja occidentalis*.

С 1958 г. Парк культуры и отдыха был оформлен как самостоятельная административная единица с соответствующим штатом и бюджетом; неповторимый по своей красоте, этот парк будет благоустраиваться и в дальнейшем и упрочит свое положение в мировой сокровищнице ландшафтных парков.

Сквер по набережной 40-летия комсомола простирается от железнодорожного вокзала до рынка, и, судя по возрасту деревьев, был заложен, вероятно, в конце XIX в. Здесь растет интересное дерево ясеня обыкновенного пестролистного — *Fraxinus excelsior* var. *argenteo-variegata*, которое имеет зеленые листья и лишь несколько ветвей в середине кроны несут бело-пестрые листья. Интересна также довольно редкая в садах липа мелколистная разрезнолистная — *Tilia cordata* f. *laciniata*. В 1958 г. в сквере производились дополнительно посадки, главным образом тополя и розы, однако качество посадок было плохое и многие растения погибли. В сквере на Садовой улице среди прочих деревьев выделяется красивая садовая форма — клен остролистный Шведлера — *Acer platanoides* var. *schwedleri*, которая весной имеет красные листья.

Большой бульвар-парк (б. бульвар Крукенфельда), тянущийся вдоль всей улицы Ленина (б. Торкелова ул.), является самым богатым в Выборге по дендрологическому составу. Он напоминают по своему расположению бульвар Падомью в Риге; интересно, что он также был создан на месте бывшего крепостного вала. Многие деревья в парке по ул. Ленина этикетированы и служат объектами экскурсий. Интересны здесь крупные многоствольные деревья рябины гибридной — *Sorbus hybrida*, дающие крупные съедобные плоды, а также крупные деревья бархата амурского — *Phellodendron amurense*. Последние находятся в плохом состоянии из-за того, что некоторые посетители отламывают от них куски корки. В парке также имеются 4 очень интересные красивые дерева боярышника мягковатого — *Crataegus submollis*, по-видимому, выращенные путем искусственного сращивания стволами 8—10 саженцев боярышника. Парк украшает скульптура лося в натуральную величину, исполненная из полой бронзы в 1924 г. скульптором Маттинен (I. Mattinen), а также чуть больше натуральной величины статуя юноши с медвежонком, по-видимому, олицетворяющая Вайнемяйнена, героя финско-карельского эпоса, исполненная также из полой бронзы в 1931 г. в Будапеште в мастерской Крауза (Krausz Ferencz), работы скульптура Иржи Липпола (Yrjo Liipola).

Петровский сад, расположенный на Петровской площади, был заложен, судя по возрасту деревьев, одновременно с парком на Торкеловой улице (Парком Ленина). Он небольшой по площади, все виды деревьев и кустарников, растущие в нем, имеются в Парке Ленина. Выделяются по высоте растущие здесь деревья лиственницы сибирской — *Larix sibirica*. На высоком холме, примыкающем к саду, возвышается памятник Петру I, отсюда открывается красивая панорама города и побережья.

В целом городские посадки, как повсюду на севере, имеют яркий, сочный цвет листвы и хорошо выполняют свое эстетическое назначение. В ассортименте посадок участвуют экзотические виды деревьев и кустарников. Состояние зеленых насаждений удовлетворительное, их фаутность невелика, все они находятся в ведении городской конторы благоустройства и обеспечиваются надлежащим уходом. Однако следовало бы обратить больше внимания на вопросы их охраны. Несмотря на энергичную работу по созданию новых зеленых устройств, доля молодых посадок еще невелика, стрижка применяется лишь на внешних живых изгородях и кое-где на уличных посадках. В дальнейшем, по-видимому, в Выборге следовало бы при озеленении обратить основное внимание на создание уличных аллей из липы, ильма, клена, конского каштана, а также стремиться увеличить число посадок хвойных. Состояние воздушного бассейна города, по-видимому, вполне позволяет значительно увеличить долю участия различных видов хвойных в его озеленении.

Приводим список деревьев и кустарников, наиболее распространенных в перечисленных выше садах, парках и скверах Выборга. Все приведенные в списке деревья и кустарники регулярно плодоносят, достигают нормальных размеров и не имеют видимых следов обмерзания.

СПИСОК ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ, РАСПРОСТРАНЕННЫХ В ОЗЕЛЕНЕНИИ г. ВЫБОРГА

Abies sibirica Lb. — Пихта сибирская.
Acer platanoides L. — Клен остролистный.
A. platanoides var. *schwedleri* Nichols. — Клен остролистный Шведлера.
Alnus incana Moench — Ольха серая.
A. incana var. *acuminata* Reg. — Ольха серая разрезнолистная.
Amelanchier spicata K. Koch — Ирга колосковая.
Berberis vulgaris f. *atropurpurea* Reg. — Барбарис обыкновенный краснолистный.
Betula pendula Roth. — Береза бородавчатая.
B. pendula f. *dalecarlica* Schneid. — Береза бородавчатая рассеченнолистная.
B. pubescens Ehrh. — Береза пушистая.
Caragana arborescens Lam. — Акация желтая.
Cornus alba L. — Дерен белый.
Cotoneaster integerrimus Med. — Кизильник обыкновенный.
Crataegus oxyacantha L. — Боярышник колючий.
C. submollis Sarg. — Боярышник мягковатый.
Fraxinus excelsior L. — Ясень европейский.
F. excelsior var. *argenteo-variegata* West. — Ясень европейский пестролистный.
Larix sibirica Lb. — Лиственница сибирская.
Lonicera ruprechtiana Reg. — Жимолость Рупрехта.
L. tatarica L. — Жимолость татарская.
L. xylosteum L. — Жимолость обыкновенная.
Phellodendron amurense Rupr. — Бархат амурский.
Philadelphus sp. — Чубушник.
Picea excelsa Link — Ель европейская.
P. pungens Engelm. — Ель колючая.
Pinus sylvestris L. — Сосна обыкновенная.
Populus alba L. — Тополь белый.
P. berolinensis Dipp. — Тополь берлинский.
Populus candicans Ait. — Тополь крупнолистный.
P. laurifolia Lb. — Тополь лавролистный
Prunus cerasus L. — Вишня обыкновенная.
P. padus L. — Черемуха обыкновенная
Quercus robur L. — Дуб летний.
Rhamnus cathartica L. — Крушина слабительная.
Ribes alpinum L. — Смородина альпийская.
Rosa rubrifolia Vill. — Роза краснолистная.
R. rugosa Thunb. — Роза морщинистая.
Salix fragilis L. — Ива ломкая.
Sambucus racemosa L. — Бузина красная.
Sorbaria sorbifolia A. Br. — Рябинник рябинолистный.
Sorbus aucuparia L. — Рябина обыкновенная.
S. hybrida L. — Рябина гибридная.
Spiraea chamaedryfolia L. — Спирея дубравнолистная.
S. crenata L. — Спирея мелколистная.
Symphoricarpos albus Blake — Снежник белый.
Syringa villosa Vahl — Сирень мохнатая.
S. vulgaris L. — Сирень обыкновенная.
Thuja occidentalis L. — Туя западная.
Tilia cordata Mill. — Липа мелколистная.
T. cordata f. *laciniata* Hort. — Липа мелколистная рассеченолистная.
Viburnum lantana L. — Калина американская.
Ulmus glabra Huds. — Ильм шершавый.
U. glabra f. *exoniensis* Rehd. — Ильм шершавый пирамидальный.

Кроме того, в окрестностях Выборга, особенно по Сайменскому каналу, имеется много бывших усадеб и дач, например Папула, Хортана, Пикруки, Пиетила, Юстила и др., где также имеются посадки древесных экзотов.

Литература

Васильев М. В. (1958). Выборг. — Громов В. И. и Л. А. Файнштейн. (1959). Памятные места Ленинградской области. — Книпович Н. (1892). Выборг. В кн.: Брокгауз Ф. А. и И. А. Ефрон. Энциклопедический словарь,

VII. — Федотов Н. П. (1894). Выборг и парк Монрепо́. — Федотов Н. П. (1898). Описание и подробный план парка-сада Монрепо. — Jutikkala E. ja G. Nikander. (1939). Suomen kartanot ja suurtilat toimittaneet. I, II.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

(Получено 2 IV 1961).

Ю. Е. Петров

О ЧЕРЕДОВАНИИ ФОРМ РАЗВИТИЯ У ФУКУСОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

С 1 рисунком

Фукусовые выделяются среди других бурых водорослей рядом особенностей. Все они диплоиды, имеют сложное анатомическое строение, их органы полового размножения образуются в концептакулах (скафидиях). Главная особенность этого порядка — наличие редукционного деления при образовании гамет и отсутствие особой гаплоидной формы развития. Во всех остальных порядках бурых водорослей имеется хорошо выраженная смена форм развития. Поэтому отсутствие ее у фукусовых водорослей давно привлекло внимание многих альгологов. В качестве объяснения этой особенности были предложены четыре теории.

Первую теорию выдвинул Страсбургер (Strasburger, 1906). Она сводится к отождествлению оогониев и антеридиев фукусовых с тетраспорангиями диктиотовых. Первые два деления ядра в оогонии рассматриваются как тетрадное деление в спорангии, в результате которого споры не обособляются. После короткого периода покоя каждая спора дает начало двум потенциальным яйцеклеткам, которые и принимались за женский гаметофит. Таким образом, по этой теории гаметофит фукусовых редуцирован до гамет.

Однако, как справедливо указывал Фритч (Fritsch, 1945), теорию Страсбургера не так легко перенести на антеридии, поскольку их протопласт на стадии 32 ядер оказывается разделенным тонкими перегородками. Кроме того, нам кажется, что она находится в противоречии и с опытами Мозера (Moser, 1929) по изучению влияния давления на уменьшение числа яйцеклеток в оогониях *Fucus*. Под воздействием давления в оогониях наряду с одноядерными яйцеклетками возникали многоядерные (с 2, 3, 4, 7 и 8 ядрами), но ни разу все восемь ядер не распределялись попарно между четырьмя яйцеклетками, как можно было бы ожидать, исходя из теории Страсбургера.

Вторую теорию разработал Кюлин (Kylin, 1916, 1917, 1918) после изучения типов смены форм развития у бурых водорослей. Он выводил фукусовые из ламинариевых, полагая, что половая форма развития (гаметофит) у фукусовых полностью редуцировалась, а бесполые зооспоры стали яйцеклетками и сперматозоидами. Фритч (1945), соглашаясь с этой теорией, предполагал, что механизм размножения фукусовых возник в ходе эволюции в результате усиления тенденции, наблюдающейся у неполовых зооспор, вести себя как гаметы (это явление известно у эктокарпусовых и диктиосифоновых водорослей). Органы полового размножения он выводил из одноклеточных спорангиев. Кюлин (1938, 1940) тоже предусматривал такую возможность, но из-за септированности антеридиев скептически относился к ней.

Третью теорию предложил также Кюлин (1933, 1940). Принимая во внимание особенности строения сперматозоидов фукусовых, их отличие от подвижных гамет других бурых водорослей, он высказал мысль, что фукусовые отделились от общей ветви *Phaeophyta* значительно раньше, чем вообще появились формы с изоморфной и гетероморфной сменой форм развития, и что у них никогда не было смены форм развития, а значит никогда не существовал и гаметофит. Поскольку факты, неоспоримо свидетельствующие в пользу этой теории, отсутствовали, Кюлин не отбросил окончательно и свою первую теорию. Он считал возможным как тот, так и другой путь возникновения смены форм развития у фукусовых водорослей, но при разработке филогении бурых водорослей исходил из последней теории.

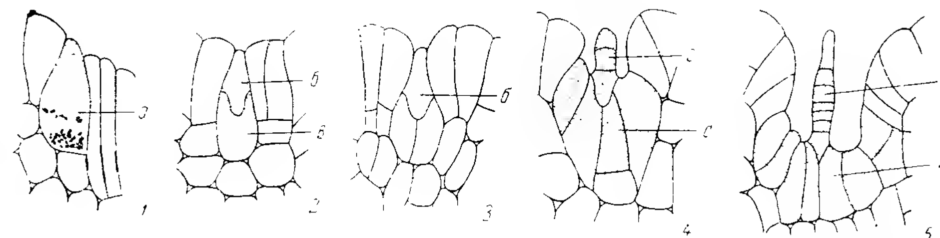
Четвертая теория принадлежит Гуттенбергу (Guttenberg, 1955), который не дал сколько-нибудь подробного обоснования ей. Она сводится к утверждению, что у фукусовых вообще нет гаметофита, а антеридии и оогонии развиваются апоспорически на спорофите, который не производит никаких собственных спор.

В прошлом эволюционно продвинутые растения имели ясно выраженную смену полового и бесполого размножения, и это сыграло колоссальную роль в их эволюции, поэтому нам трудно согласиться с утверждениями, что она могла отсутствовать у фукусовых. Не понятны также причины, по которым в ходе филогенетического развития могли исчезнуть органы полового размножения, а их функцию стали выполнять органы бесполого размножения. Еще менее реальным нам кажется взгляд Гуттенберга. Наиболее вероятен такой путь эволюции фукусовых, какой прошли и высшие растения,

тем более, что у ряда бурых водорослей (ламинариевые, спорохновые) наблюдается аналогичная тенденция в отношении редукции гаметофита. Способность неполовых зооспор эктокарпусовых и диктиосифоновых вести себя как гаметы является, по нашему мнению, не следствием эволюции, а реверсией того состояния, когда одноклеточные спорангии служили одновременно для образования зооспор и гамет.

Из-за отсутствия убедительных фактов, свидетельствующих в пользу той или иной теории, ни одна из них не стала общепризнанной. Большую роль в объяснении происхождения смены ядерных фаз и форм развития фукусовых водорослей, как нам кажется, должно сыграть выяснение природы их концептакулов.

Дело в том, что концептакулы фукусовых развиваются из одиночных инициальных клеток, возникающих из сегментов, которые отделяются от апикальной клетки (см. рисунок). Инициальная клетка обособляется уже вблизи апикальной клетки, отличаясь от других сегментов флягообразной формой. В результате первого деления получаются две клетки: маленькая верхняя (язычковая) и крупная нижняя (базальная). Язычковая клетка в одних родах вскоре дегенерирует, а в других вырастает в однорядный волосок (*Cystoseira*). Базальная клетка дает начало выстилающему слою концептакула, который позднее производит оогонии, антеридии и парафизы (Simons, 1906; Nienburg, 1913). Одновременно с развитием концептакула разрастаются окружаю-



Начальные этапы развития концептакула у *Cystoseira barbata* (Turn.) Ag. (по Nienburg, 1913).

1 — инициальная клетка (*а*); 2 — инициальная клетка разделилась на язычковую (*б*) и базальную клетки (*в*); 3 — деление базальной клетки, 4 и 5 — формирование волоска (*г*) и выстилающего слоя (*д*)

щие ткани, и в результате он оказывается погруженным внутрь слоевища. Аналогично идет развитие криптостом.

Концептакулы известны не только у фукусовых, но и у других водорослей: у *Splachnidium* из бурых, у *Galaxaura* и представителей *Corallinaceae* из красных водорослей. Образования аналогичные концептакулам (вместилища органов полового или бесполого размножения) известны в других группах споровых растений — у грибов, лишайников. Однако все они образуются иным путем, чем у фукусовых водорослей. Например, концептакул *Splachnidium* возникает в результате одновременного деления и впячивания группы поверхностных клеток, у красных водорослей он представляет собой нематеций, обросший окружающей тканью.

Из всех альгологов, интересовавшихся размножением фукусовых, только Ольтманнс и Фритч сделали попытки объяснить происхождение концептакулов. Ольтманнс (Oltmanns, 1922) сравнивал их с небольшими углублениями некоторых пунктариевых, несущими органы размножения и волоски. Однако он не рассматривал причины развития концептакулов из одиночных клеток, что было сделано Фритчем (1945). У фукусовых боковые побеги образуются из инициальных клеток, которые возникают так же, как инициальные клетки концептакулов, т. е. из сегментов, отделяемых апикальной клеткой. На основании этого Фритч предположил, что выстилающий слой концептакулов это видоизмененная и задержанная в росте ветвь или система ветвей. В подтверждение своего мнения он ссылался на образование боковых ветвей из концептакулов у *Notheia* и из криптостом у наземных форм *Fucus*, а также на сходство начальных стадий развития инициальной клетки концептакула и апикальной клетки у некоторых фукусовых.

Эта теория получила признание у многих альгологов, но, на наш взгляд, она находится в явном противоречии со следующими фактами.

Во-первых, у *Hormosira* и *Notheia* в точках роста главных и боковых побегов находится соответственно по четыре и три апикальных клетки, в то же время концептакулы у них развиваются из одиночных инициальных клеток (Gruber, 1896).

Во-вторых, выстилающий слой концептакула не имеет клетки аналогичной апикальной клетке бокового побега. Его инициальная клетка исчезает после первого деления, давая начало другим клеткам, и в дальнейшем рост идет диффузно или за счет краевых клеток. Выстилающий слой концептакулов можно было бы сравнить с плодущими ветвями лептокаулосных сфацеляриевых (*Halopteris funicularis*). У них такие ветви возникли в связи с отсутствием вторичного роста у коровых клеток, но у фукусовых имеется меристодерма, обладающая активным ростом. Поэтому трудно представить, каким путем у фукусовых водорослей могли бы возникнуть плодущие ветви. Если бы

органы полового размножения у них образовывались так же, как и у остальных водорослей, т. е. прямо на клетках слоевища. небольших выростах или на настоящих плодущих ветвях, то развитие должно было бы начинаться не от обособленной клетки, делящейся на неравные части, а от клетки, не отличающейся по форме от остальных, путем деления ее приблизительно на равные части, как наблюдается при образовании органов размножения у других бурых водорослей.

В-третьих, концептакулы фукусовых, как мы полагаем, нельзя сравнивать с боковыми побегами еще и потому, что они отличаются по месту развития. Концептакулы всегда появляются недалеко от точки роста среди быстро растущих тканей в молодых частях растения, там же, где и органы размножения у других водорослей. Боковые побеги (например, у *Ascophyllum*. *Scytothalia*, *Marginariella* и др.) вырастают, наоборот, в тех частях, где отсутствует активный рост.

На основании этих фактов, как мы думаем, едва ли можно считать выстилающий слой концептакула гомологичным боковому побегу. По нашему мнению, он является гаметофитом, обладающим диплоидным набором хромозом. Отсутствие строгой приуроченности ядерных фаз к определенным формам развития известно у ряда водорослей, например, у *Cladophora glomerata* и *Porphyra tenera*, и вообще гаметофит не обязательно должен быть гаплоидным (Полянский, 1958). Как нам представляется, фукусовые могут служить примером этого. Инициальные клетки концептакулов можно рассматривать как видоизмененные моноспоры, которые прорастают, не отделяясь от слоевища, подобно тому как это бывает у эктокарпусовых, тилоптеридовых и ламинариевых. Что касается развития боковых побегов из концептакулов у *Notheia* и из криптостом у наземных форм *Fucus*, то это напоминает изредка встречающееся образование *Cutleria* на апогамно возникшей *Aglaozonia* и талломов *Porphyra* на *Conchocelis*. Во всех этих случаях разные формы развития имеют одинаковые ядерные фазы. Смена форм развития, с нашей точки зрения, возникла как следствие образования органов полового и бесполого размножений на одном и том же растении, но при разных экологических условиях (подобно *Porphyra*) и последующей специализации отдельных растений на развитии тех или иных органов размножения. Одновременно они эволюционировали морфологически в разных направлениях. При определенных же обстоятельствах, под влиянием паразитизма (*Notheia*), необычных условий существования (наземная форма *Fucus*), прорастания яйцеклеток в лабораторных условиях (*Laminaria saccharina*), происходит реверсия.

В последнее время Найзеймаддин и Уомерсли (Nizamuddin a. Womersley, 1960) изучали *Notheia* и нашли, что из ее оогониев (они их называют макроспорангиями) выходят по 8 подвижных гаплоидных макроспор с двумя жгутиками, 2—4 хроматофорами и глазком. В культуре они прорастали в нитчатую стадию, наподобие гаметофита *Spermatochnus paradoxus*, образовывая точно такие же, как и у этой водоросли, однорядные органы размножения, в каждой клетке которых возникало по одной споре, похожей на макроспору. Из антеридиев (микроспорангиев) высвобождалось по 64 подвижных гаплоидных микроспоры, почти бесцветных, с одним бледным хроматофором. В культуре не наблюдалось слияния макро- и микроспор, и в то же время микроспоры никак не прорастали сами. Авторы называют нитчатую стадию, возникающую из макроспор, макрогаметофитом, хотя половой процесс не был найден, и предполагают, что из микроспор должны вырастать мужские гаметофиты. Макроспорангии (оогонии) и микроспорангии (антеридии) они рассматривают как органы бесполого размножения. Все это, по их мнению, подтверждает происхождение органов полового размножения фукусовых из зооспорангиев. Род *Notheia* они выделяют из порядка *Fucales* и переносят в *Chordariales*.

Не касаясь систематического положения рода *Notheia*, трудно согласиться с остальными выводами Найзеймаддина и Уомерсли. Во-первых, наличие в микроспорах одного бледно окрашенного хроматофора скорее говорит, что это не зооспоры, а сперматозоиды, но вследствие паразитического образа жизни половой процесс у *Notheia* был утрачен. Во-вторых, невероятно, чтобы микроспоры (сперматозоиды) играли какую-либо роль в жизненном цикле *Notheia*, поскольку микроспорангии (антеридии) встречаются крайне редко и до недавнего времени вообще ставилось под сомнение их существование. В-третьих, нет никаких оснований считать нитчатую стадию гаметофитом; вероятнее всего это плетизмоталлюс, который развивается апогамно из яйцеклетки. В начале его развития, насколько можно ожидать, должен происходить эндомиксис для восстановления диплоидности. Сами авторы высказываются за связь между развитием побегов из концептакулов с нахождением в них нитчатых проростков, сходных с нитчатой стадией. Но по их мнению, побеги должны развиваться из зигот, которые, однако, не были найдены.

На основании всего вышеизложенного цикл развития фукусовых водорослей представляется нам следующим образом: из яйцеклетки после оплодотворения развивается макроскопический таллом (спорофит), на нем без редукционного деления образуются органы бесполого размножения — моноспоры (инициальные клетки концептакулов), которые, не отделяясь от таллома, развиваются в диплоидные гаметофиты (выстилающий слой концептакулов). На них закладываются оогонии и антеридии, и при образовании гамет происходит редукционное деление. Таким образом, в отличие от теории Страсбургера гаметофит у фукусовых, по нашим представлениям, редуцирован не до гамет, а до выстилающего слоя концептакулов.

Литература

Полянский В. И. (1958). Жизненный цикл, смена форм развития и чередование ядерных фаз (в связи с некоторыми особенностями этих процессов у водорослей). Бот. журн., 5. — Fritsch F. E. (1945). The structure and reproduction of the algae, II. — Gruber E. (1896). Ueber Aufbau und Entwicklung einiger Fucaceen. Bibl. Bot., 38. — Guttenberg H. v. (1955). Lerbuch der allgemeinen Botanik. — Kylin H. (1916). Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) Ag. nebst einigen Worten über den Generationwechsel der Algen. Zeitschr. für Bot., 8. — Kylin H. (1917). Über die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung der Tilopterideen. Ber. deutsch. bot. Ges., 35. — Kylin H. (1918). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Svensk. Bot. Tidsskr., 12. — Kylin H. (1933). Ueber die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. Lunds Univ. Årsskr. N. F., 29. — Kylin H. (1938). Beziehungen zwischen Generationswechsel und Phylogenie. Arch. Protistenk., 90. — Kylin H. (1940). Zur Entwicklungsgeschichte des Ordnung *Fucales*. Svensk Bot. Tidsskr., 34. — Moser F. (1929). Bastardierungs- und Merogonie-Versuche mit Fucaceen. Arch. Julius Klaus-Stiftung f. Vererb. Forsch. Zürich, 4. — Nienburg W. (1913). Die Conzeptakelentwicklung bei den Fucaceen. Zeitschr. Bot., 5. — Nizamuddin M. a. H. B. S. Womersley. (1960). Structure and systematic position of the australian brown alga, *Notheia anomala*. Nature, 187. — Oltmanns F. (1922). Morphologie und Biologie der Algen, II. — Simons E. B. (1906). A morphological study of *Sargassum filipendula*. Bot. Gaz., 41. — Strasburger E. (1906). Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. Bot. Zeit., 64.

(Получено 21 VIII 1961).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

В. И. Василевич

О СВЯЗИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ СОСНЫ С НИЖНИМИ ЯРУСАМИ ЛЕСА

Маршрутные геоботанические исследования играют важную роль при изучении растительного покрова. Стационарные же работы возможно проводить при их большой трудоемкости лишь в немногих географических пунктах и лишь на некоторых наиболее важных типах растительности. Поэтому маршрутные наблюдения должны быть как можно более точными и давать максимальное количество информации о растительном покрове, они должны не только решать вопросы типологии, но и давать достаточно объективные сведения по экологии и биологии тех или иных типов сообществ.

В данной работе делается попытка показать на конкретном примере, каким образом можно при маршрутных работах выяснить взаимосвязь между отдельными компонентами фитоценоза, в частности между сосновым подростом и нижними ярусами леса.

Летом 1959 г. нами было проведено исследование сосняков лишайниковых и брусничных зеленомошников на Кольском полуострове и в Ленинградской области. При описании фитоценозов закладывалось 25 площадок по 1 м². Располагались они по двум взаимноперпендикулярным линиям, причем расстояния между соседними квадратами определялись по таблице случайных чисел[1] и колебались от 0 до 9 шагов. На каждой метровой площадке отмечалась толщина подстилки, процент занятой ею площади, покрытие видов мохово-лишайникового и кустарничкового ярусов. Кроме того, отмечалось затенение по трехбалльной шкале: 1 — в просветах между кронами, 2 — под краями крон, 3 — в центре крон или в местах перекрывания нескольких крон. Также на каждом квадрате отмечалось число всходов сосны и число экземпляров подроста сосны. В группу «всходов» мы относили подрост в возрасте 0—5 лет и высотой до 0.5 м. На описание 25 таких площадок требуется 1.5—2 часа времени.

Здесь мы приводим результаты изучения возобновления в трех ассоциациях: сосняке лишайниковом с вереском, сосняке брусничнике из Ленинградской области и в сосняке лишайниковом северном из Лапландского заповедника. В каждой ассоциации было заложено таким образом соответственно 300, 250 и 100 квадратов, которые и послужили материалом для обработки. Исследовалась связь между количеством всходов и подроста сосны с затенением, мощностью и покрытием подстилки, покрытием лишайников, мхов и кустарничков.

[1] В этих таблицах числа располагаются чисто случайно, без какого-либо определенного порядка. Мы пользовались в работе таблицей, помещенной в книге Вебер (Weber, 1957). Таким путем достигалось более объективное расположение площадок, что было важно для получения правильного представления о численности и распределении подроста по площади фитоценоза.

В сосняке лишайниковом с вереском сомкнутость древесного яруса колеблется от 0.2 до 0.6. Лишайники (*Cladonia silvatica*, *C. rangiferina*) покрывают 50—70% почвы, между ними имеются пятна, покрытые лишь тонким слоем подстилки. Кустарничковый ярус сложен в основном вереском, покрытие которого в среднем 10%, распределен он пятнами.

В сосняке лишайниковом северном сомкнутость древостоя 0.2—0.3. Лишайниковый ярус представлен сплошным ковром *C. alpestris*, покрытие кустарничков около 5%.

Сомкнутость древесного яруса в сосняке брусничном зеленомошном составляет 0.6. Сплошной (около 90%) моховой покров состоит из *Pleurozium schreberi* и *Dicranum undulatum*. Равномерный кустарничковый ярус образован брусникой со средним покрытием 30%.

Чаще всего связь между двумя величинами выражают с помощью коэффициента корреляции «r». Но в данном случае нам пришлось от него отказаться. Во-первых, распределение большинства исследованных нами величин далеко от нормального, а во-вторых, в ряде случаев можно разбить распределение того или иного признака лишь на малое число классов с достаточной частотой. Обе эти причины сильно увеличивают ошибку коэффициента корреляции. Поэтому в своей работе мы пользовались таблицами 2 на 2 такого вида:

	Действующий фактор		
	+	—	Итого
Подрост сосны +	a	b	a + b
Подрост сосны —	c	d	c + d
Итого . . .	a + c	b + d	n

где a, b, c, d — соответствующие количества площадок.

В этом случае все площадки по каждому признаку делятся на две группы — с присутствием признака и без него. При этом границу между присутствием и отсутствием можно устанавливать как угодно. Например, считать, что на всех площадках, где покрытие подстилки менее 30%, она отсутствует, а при 30% и более — присутствует.

На основании этой таблицы, по формуле, предложенной Коулом (Cole, 1949), вычислялся «коэффициент ассоциированности» — C.

1) при $ad \geqslant bc$ $C = \frac{ad - bc}{(a + b)(b + d)}$ $\sigma = \sqrt{\frac{(a + c)(c + d)}{n(a + b)(b + d)}}$

2) при $ad < bc$, $a \geqslant d$

$$C = \frac{ad - bc}{(a + b)(a + c)}$$

3) при $ad < bc$, $a < d$

$$C = \frac{ad - bc}{(b + d)(c + d)}$$

При этом C принимает значения от —1 до +1, при C=0 связь отсутствует, при C=—1 — отрицательная зависимость, а при +1 — положительная. Достоверность этих зависимостей устанавливалась с помощью критерия χ^2 (кси-квадрат). В табл. 1—3 приведены вероятности χ^2, которые показывают, в скольких процентах случаев установленная нами связь может быть чисто случайной, но обусловленной природой явления.

Кроме того, следуя указаниям Брея (Bray, 1956), мы не брали в расчет тех фитоценозов, где совершенно отсутствует возобновление, чтобы сильно не увеличивать число пустых квадратов, так как это приводит к увеличению ошибки.

В дальнейшем при обсуждении полученных результатов будет говориться о значимых и незначимых связях и о тесных и слабых связях. Первое понятие говорит о том, насколько достоверно установлена нами эта связь, в какой мере существование ее можно объяснить случайностью. Показателем достоверности является $P(\chi^2)$ или σ_c. О тесноти или слабости связи говорит сама величина коэффициента C.

Ю. А. Злобин (1958) предлагает вычислять регрессию числа экземпляров подроста на покрытие кустарничков или мхов. Метод сам по себе не вызывает возражений, но применим лишь при большом обилии подроста. Н. Я. Кац (1943) вычислял сопряженность между видами, пользуясь отношением числа совместных встреч к числу нахождений видов в квадратах порознь. Получаемый Кацем коэффициент сильно зависит от встречаемости и не имеет критерия оценки достоверности.

Как видно из табл. 1, в сосняке лишайниковом с вереском отрицательная связь числа всходов существует с покрытием лишайников и вереска, с покрытием подстилки связь положительная. Мало значимой является связь с затенением, но все же можно сказать о некотором преобладании всходов в местах со средней степенью затенения. Также более часты всходы в тех квадратах, где мощность подстилки 0.5—1 см., в местах же с более мощной подстилкой или при полном ее отсутствии всходов меньше. Что касается соснового подроста в этой ассоциации, то имеется значимая положительная

связь его с покрытием лишайников более 50%. При смещении границы в сторону большего или меньшего покрытия лишайников связь становится незначимой.

ТАБЛИЦА 1

Сосняк лишайниковый с вереском

	Граница	C	σ_C	$P(\chi^2)$	n
Всходы					
Затенение	2 и 1.3	0.165	0.100	10%	200
Вереск	15%	—0.384	0.155	1%	200
Лишайники	80%	—0.585	0.210	< 1%	200
Покрытие подстилки	20%	0.310	0.103	< 1%	200
Мощность подстилки	0.5—1 см	0.350	0.177	< 1%	175
Подрост					
Затенение	2.1 и 3	0.042	0.057	50%	250
Вереск	15%	—0.194	0.107	5%	250
Лишайники	50%	0.233	0.084	< 1%	250
Покрытие подстилки	20%			95%	250
Мощность подстилки	0.5—1 см	0.123	0.135	35%	225

В сосняке лишайниковом северном (табл. 2) в отношении всходов имеется лишь одна тесная и значимая зависимость — отрицательная связь числа всходов и покрытия лишайников. Лишайниковый ковер в этом случае становится преобладающим фактором, определяющим распределение всходов. Подрост здесь также отрицательно связан с лишайниками, но, кроме того, оказывается, что он приурочен в большей мере к местам, не затененным кронами. На распределении всходов это не сказывалось. Здесь можно предположить такое объяснение: всходы появляются в равной мере независимо от затенения, но в большем количестве сохраняются на освещенных местах.

ТАБЛИЦА 2

Сосняк лишайниковый северный

	Граница	C	σ_C	$P(\chi^2)$	n
Всходы					
Затенение	2 и 1.3	0.064	0.073	40%	100
Кустарнички	5%			70%	100
Лишайники	90%	—0.570	0.167	< 1%	100
Покрытие подстилки	5%	0.142	0.111	25%	100
Мощность подстилки	0.5—1 см	0.143	0.142	30%	50
Подрост					
Затенение	1 и 2.3	—0.283	0.148	5%	100
Лишайники	90%	—0.327	0.132	1%	100
Покрытие подстилки	8%	0.052	0.040	25%	100

Для сосняка брусничника зеленомошного (табл. 3) в целом характерен более низкий уровень значимости связей по сравнению с лишайниковыми сосняками. Объясняется это большей однородностью брусничных сообществ; здесь нет ясно выраженной пятнистости кустарничкового и мохового ярусов, а также и более равномерна сомкнутость древесного яруса. В пределах этой более узкой амплитуды варьирования факторов подрост сосны чувствует себя везде более или менее благополучно, и связи становятся менее тесными. В совершенно гомогенных сообществах какая-либо корреляция должна совершенно отсутствовать (Goodall, 1953). Всходы сосны в брусничнике отрицательно связаны с зелеными мхами и с толщиной подстилки; максимум всходов при толщине подстилки 1 см. Подрост сосны показывает отрицательную связь с мощностью подстилки более 1 см.

ТАБЛИЦА 3

Сосняк брусничник

	Граница	C	σ_c	$P(\chi^2)$	n
		Всходы			
Затенение	1 и 2.3	−0.137	0.030	25%	125
Брусника	30%	0.125	0.087	10%	125
Вереск	10%	0.145	0.080	7%	125
Зеленые мхи	70%	−0.470	0.210	2%	125
Покрытие подстилки	40%	−0.199	0.246	40%	125
Мощность подстилки	1 см	0.261	0.100	< 1%	100
		Подрост			
Затенение	2 и 1.3	−0.122	0.091	25%	225
Брусника	50%			50%	225
Вереск	10%	0.045	0.028	10%	200
Зеленые мхи	70%	0.053	0.053	30%	200
Покрытие подстилки	10%	0.086	0.080	30%	200
Мощность подстилки	1 см	−0.229	0.105	< 1%	175

Таким образом, в сосняке лишайниковом с вереском всходы чаще встречаются в местах с меньшим покрытием вереска и лишайников и с мощностью подстилки 0.5—1 см. Подрост также чаще встречается в местах, где нет вереска, но там, где хорошо развит лишайниковый ярус. В сосняке лишайниковом северном распределение всходов и подроста определяется главным образом лишайниковым ковром; они приурочены к пятнам, где отсутствует лишайниковый покров. В сосняке брусничнике на распределение всходов и подроста наибольшее влияние оказывает мощность подстилки.

Теперь попытаемся выяснить причины найденных зависимостей. Затенение мало влияет на распределение подроста и всходов сосны. Г. Ф. Морозов (1903) писал, что света в сухом бору много, и не он причина гибели самосева. В. Н. Сукачев (1944) также отмечал, что сосна является слабым эдификатором, сравнительно мало меняющим среду под своим пологом. Лишь подрост в сосняке лишайниковом северном существенно связан с более освещенными, т. е. находящимися дальше от стволов, местами, но в этом случае решающее значение имеет конкуренция корней материнских деревьев. А. П. Ильинский и М. А. Посельская (1929) нашли положительную корреляцию (r=0.29) между сосной и подростом сосны, но они использовали площадки значительно большего размера (2 × 50 м), и их данные говорят лишь о том, что сосновый подрост чаще встречается в ценозах, образованных сосной.

В сосняке лишайниковом с вереском является значимой отрицательная связь всходов и подроста с вереском. В сосняке лишайниковом северном связь с покрытием кустарничков отсутствует, а в брусничнике существует слабая положительная связь. В литературе неоднократно подчеркивалось положительное влияние вереска на всходы сосны (Матулянис, 1898; Желтолапов, 1912; Гуман, 1928; Морозов, 1949; Яковлев, 1955). Причину этого видели в том, что вереск препятствует смыканию и разрастанию лишайникового и мохового ковра и в то же время не задерняет почву. К сожалению, эти наблюдения были лишены точного контроля, и найденная связь была лишь отражением сопутствующих факторов, связанных с поселением вереска. Отрицательное действие вереска на всходы отмечал С. Я. Соколов (1928), что можно объяснить затенением и корневой конкуренцией за влагу. Положительная связь вереска с подростом и всходами сосны в брусничнике является слабо доказанной. В этом случае можно отметить, что вереск и брусника, по-видимому, приурочены к местам с менее сильно развитым моховым покровом.

Мохово-лишайниковый ярус везде является антагонистом всходов. Их связь наиболее тесная, и отсюда можно заключить, что сомкнутый ковер мхов и лишайников является основным препятствием для развития всходов, причина общеизвестна — зависание всходов. Это отмечается многими авторами, но в то же время можно встретить и такое мнение, что зеленые мхи положительно влияют на возобновление (Кожеватова, 1955); наши данные этого не подтверждают.

В отношении мощности подстилки в сосняке лишайниковом с вереском всходы, как уже отмечалось, предпочитают места с толщиной ее 0.5—1 см. К более мощной подстилке всходы и подрост и в других ассоциациях относятся отрицательно, но здесь добавляется еще то, что и менее тонкая подстилка или отсутствие ее неблагоприятны для развития всходов сосны.

Покрытие подстилки обнаруживает значимую положительную связь со всходами лишь в сосняке лишайниковом с вереском. Здесь нужно учитывать, что места, не покрытые подстилкой, заняты лишайниками или мхами, а в беломошниках имеются и места с голой почвой. Всходы более обильны в пятнах с подстилкой, и обнаруживают отрицательную корреляцию со мхами и лишайниками.

Литература

Гуман В. В. (1928). К вопросу о возобновлении сосновых насаждений западной части Осиноровщинской дачи Парголовского лесничества. Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленингр. лесн. инст., 1. — Желтолапов В. С. (1912). Опыт исследования возобновления сосновых насаждений Голодяевской дачи Лишинского лесничества. Чебоксарского у. Казанской губ. Изв. лесн. инст., 23. — Злобин Ю. А. (1958). О влиянии некоторых видов живого покрова на возобновление ели. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 4. — Ильинский А. П., М. А. Посельская. (1929). К вопросу об ассоциированности растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 20. — Кац Н. Я. (1943). На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. Бот. журн., 4. — Кожеватова Н. Ф. (1955). Естественное возобновление в сосновых борах Приобья. Тр. по лесн. хоз. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 2. — Матулянис... (1898). О моховом покрове в сосновых насаждениях на сухих почвах. Лесн. журн., 1. — Морозов Г. Ф. (1903). О сосновых типах и их возобновлении. Лесопромышл. вестн., 25—26. — Морозов Г. Ф. (1949). Учение о лесе. — Соколов С. Я. (1928). Лесные растительные ассоциации и торфяники Осиноровщинской дачи Парголовского учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института. Природа и хозяйство уч.-оп. леснич. Ленингр. лесн. инст., 1. — Сукачев В. Н. (1944). О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общ. биолог., 4. — Яковлев Ф. С. (1955). Типы леса Карелии и их хозяйственное значение. Тр. инст. лесохозяйств. проблем АН Латв. ССР, 9. — Bray J. R. (1956). A study of mutual occurence of plant species. Ecology, 37, 1. — Cole La Mont C. (1949). The measurement of interspecific association. Ecology, 30, 4. — Goodall D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. Australian Journ. of Bot., 1, 1. — Weber E. (1957). Grundriss der biologischen Statistik.

(Получено 6 IV 1960)

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Л. И. Номоконов. Пойменные луга Енисея. Сибирское отделение АН СССР, Восточно-сибирский филиал. Изд. АН СССР. 1959, 455 стр.

Книга Л. И. Номоконова «Пойменные луга Енисея» является единственной монографией по пойменным лугам, вышедшей за последние годы. Автор поставил трудную задачу — монографически описать растительность поймы крупнейшей реки Евразии. Описание ведется на хорошем географическом и геоморфологическом фоне; автор сделал, на наш взгляд, ценную и удачную попытку очень детальной классификации пойменных почв, рассматривая их в динамике и применяя хорошо продуманную субординацию таксономических единиц почвенного покрова. Автором собран значительный фактический материал по растительному покрову.

К сожалению, целый ряд принципиальных положений и некоторые методические моменты вызывают серьезные возражения.

Л. И. Номоконов выделяет коренные луговые формации «. . . по эдификаторам из злаков или осок доминирующего яруса, ассоциации же — только по разнотравью, бобовым и мелким осочкам, доминирующим в нижних ярусах лугового травостоя» (стр. 55).

Автор отдает предпочтение злакам и осокам, исходя из положения Вильямса о решающей роли их в почвообразовательном процессе. Но, по-видимому, чувствуя, что эту роль они могут играть лишь постольку, поскольку являются эдификаторами, и учитывая, что растения из разнотравья и бобовых в ряде случаев, образуя большую массу, не могут не оказывать решающего воздействия на среду, в том числе и на почвенные процессы, Номоконов все же выделяет, вопреки своему определению, такие формации, как будяковая, девясиловая, борщевиковая, купыревая, желтолилейная и т. п.; в списках же растений на стр. 48—49 эдификаторами названы некоторые растения из бобовых и разнотравья.

Совершенно загадочные операции автор производит с соэдификаторами. К ним он относит лишь злаки и осоки. Номоконов подчеркивает, «что злаки и осоки — соэдификаторы той или иной злаковой или осоковой луговой формации мы вводим в наименование самой формации, а не используем их в противоположность многим другим луговедам для выделения по ним ассоциаций» (стр. 55). Несколько ниже на той же странице он показывает, что существуют бидоминантные формации (смешанные), например кострово-пырейная. Но ни в сводных списках (стр. 358—432), ни в списке формаций (стр. 59—61), ни при характеристике лугов (стр. 62—248) не приводится подобных смешанных формаций. А поскольку соэдификаторы не принимаются в расчет и при выделении ассоциаций, как указывает сам автор (выше говорилось, что он выделяет ассоциации только по разнотравью, бобовым и мелким осочкам нижних ярусов, которые он не относит к соэдификаторам), то вся группа соэдификаторов, таким образом, выпадает из классификации. Но соэдификаторы могут быть очень яркими показателями экологических особенностей сообществ, в которые они входят. Если же их не учитывать, то ассоциации могут оказаться очень неоднородными, что и имеет место в работе Л. И. Номоконова и к чему мы вернемся ниже.

Несколько слов о принципах, положенных автором в основу выделения фитоценотипов. Определение понятия эдификатор и соэдификатор (стр. 46) в общем не вызывает серьезных возражений. Существенно, что это — виды, в процессе жизнедеятельности определяющие в известной мере характер среды и ее изменения.

Практически для выделения «фитоценотипов» используется специальная шкала. Приводим ее.

Эдификатор	П—soc., П—cop.$_3$ П—cop.$_2$
Соэдификаторы 1-го ранга . . .	П—cop., ОП—cop., П—sp.
Соэдификаторы 2-го ранга . . .	Ч—cop., Р—cop., ОП—sp., Ч—sp., < 20%—cop.
Ассектаторы 1-го ранга	П—cop., ОП—cop., П—sp., П—sol.
Ассектаторы 2-го ранга	Ч—cop., Р—cop., Ч—sp., ОП—sol., < 20%—cop.
Ассектаторы 3-го ранга	Р—sp., Ч—sol., Р—sol.
Адвентивные растения	< 20%—sp., < 20%—sol.

Автор обозначает степень постоянства в формации: П—81—100%, ОП—61—80%, Ч—41—60% и Р—21—40%.

В первую очередь отметим, что шкала создает возможности для произвольных толкований, на основе «интуиции» автора. Предположим, какой-то вид имеет постоянство ОП и «суммарное обилие» (количество отметок по шкале Друде) 1 раз — cop.$_2$, 1 — cop., 3 — sp., 5 — sol. Не понятно, относить ли его к определенному фитоценотипу на основании наибольшего обилия (cop.$_2$), или обилия, чаще отмеченного (sol.), или же брать среднюю частоту (sp.).

С другой стороны, такой показатель, как постоянство, не имеет никакого отношения к определению фитоценотипов, поскольку автор определяет фитоценотип по признаку роли вида в конкретном фитоценозе. Если мы отнесли фитоценозы к определенной формации по виду-эдификатору, то последний тем самым постоянен в ней. Если же вид оказался соэдификатором (или ассектатором) хотя бы в одном фитоценозе, он не перестанет быть в нем в этой роли независимо от постоянства во всей формации.

И, наконец, степень доминантности не обязательно совпадает со степенью эдификаторности, поэтому и обилие не может служить само по себе надежным критерием при выделении фитоценотипов, тем более в том виде, как это представлено в шкале. Анализ материалов показывает, что автор выделяет формации по доминантным видам.

Вызывает недоумение и применение оценок обилия по шкале Друде. Автор часто в одном и том же описании многим видам дает высшие оценки обилия. Например, в описании 22 (канареечник василистниковый) для *Digraphis arundinacea* дана оценка soc., *Cirsium setosum* — cop., *Taraxacum officinale* — cop. Два первых вида находятся в первом ярусе. В описании 1 один вид получил оценку cop.$_3$, два — cop.$_2$, четыре — cop., и двенадцать — sp. В описании 33: один вид — soc., один — cop.$_2$, три — cop. и т. п. Столь высокие оценки для многих видов в одном фитоценозе свидетельствуют или о том, что автор объединяет в один фитоценоз очень неоднородные участки растительности, и, вероятно, на самом деле один вид доминирует в одной части описанной площади, другой — в других, или завышает оценки обилия. Последнее является правом автора, но тогда следовало объяснить, какой смысл вкладывает он в эти оценки. Если же предположить первое, то Номоконов должен был доказать целесообразность выделения фитоценозов в таком объеме.

Значительно снижает ценность рецензируемой работы малое число описаний, положенных в основу характеристики ассоциаций. Так, в формациях с эдификаторами (доминантами) из злаков 91 ассоциация характеризуется по одному описанию каждая, 32 — по двум, 15 — по трем, 1 — по четырем, 1 — по пяти и 1 ассоциация по семи описаниям. Но несомненно, что по одному описанию невозможно судить о разнообразии и особенностях ассоциации и нет оснований считать характерными для данной ассоциации в целом описанные особенности почв, состав видов-спутников и т. д.

Формации выделяются, как уже говорилось выше, в каждом случае по одному виду злака или осоки, являющемуся доминантным (эдификатором, по Л. И. Номоконову), а ассоциации внутри формации — по разнотравью и бобовым. Как же поступать с содоминирующими злаками и осоками? На этот вопрос в монографии нет прямого ответа, но при анализе материалов ответ напрашивается сам: не замечать их. Но несомненно, расчленение формации по содоминирующим злакам и осокам (скажем, на подформации), экологически отличающимся друг от друга, сделало бы классификацию более стройной, и исключило бы возможность объединения в одну ассоциацию экологически различающихся фитоценозов.

Для иллюстрации вышесказанного мы ограничимся разбором двух наиболее тривиальных формаций: вейника наземного и пырея ползучего. Для формации вейника наземного приводится 9 описаний, сгруппированных в 7 ассоциаций. Ассоциации объединены в группы: А) вейничники простые, Б) вейничники крупноразнотравные, В) вейничники мелкоразнотравные, Г) вейничники мелкобобовые. Принцип выделения ассоциаций по размерам растений малоубедителен, поскольку величина растения не свидетельствует об его экологии.

Рассмотрим вторую группу ассоциаций — вейничники крупноразнотравные, объединяющую ассоциации: вейничник будяковый, вейничник васильковый, вейничник зопниковый.

Посмотрим степень однообразия будяковой ассоциации (описания 32, 1 и 4). В описании 32 указана осока стройная в обилии cop., а в двух остальных ее нет совсем, нет и других влаголюбивых растений. Это одно уже указывает на большую разницу между описанием 32 и двумя другими. Описания 1 и 4 тоже не идентичны, в одном указан луговой хвощ с отметкой cop., в другом сибирский латук с той же отметкой. Отсюда вытекает, что если еще и можно объединять вместе описания 32 и 4, то описание 1, где обильна осока стройная, — это уже иное по экологии и структуре сообщество. Но, поскольку автор ограничил себя формальными рамками (выделять ассоциации только по доминантному злаку или осоке и одному представителю разнотравья), все три сообщества необоснованно попадают в одну ассоциацию — вейничник будяковый. Между тем представитель разнотравья, вошедший в название ассоциации, — будяк шерстистый — это сорняк, наполнитель незанятых территорий, такой же, как и латук сибирский. Очевидно, автор механически отнес к одной ассоциации совершенно разные сообщества только на том основании, что в них оказался довольно обилен будяк.

Теперь рассмотрим выделенные для формации вейника наземного «фитоценотипы». Соэдификатора 1 ранга выделить не удалось. «Соэдификаторов» 2 ранга пять: пырей ползучий, тимофеевка луговая, полевица белая, лисохвост луговой, мятлик узко-

листный. Тимофеевка луговая в сводном списке не указана совсем (в работе много несоответствий между текстом и сводными списками). Мятлик, вопреки утверждению автора на стр. 77, в сводном списке (стр. 364) имеет наибольшее обилие sol., а всего встречен 4 раза, поэтому его нужно отнести к «ассектаторам» 3 ранга, а не к «соэдификаторам». Лисохвост, полевица и пырей в васильковой и зопниковой ассоциациях не встречаются совсем. По-видимому, формацию необходимо поделить на три подформации.

Рассмотрим еще только одну ассоциацию из формации пырея ползучего. Ассоциация пырейник кровохлебковый характеризуется тремя описаниями: 20, 28, 47 (в тексте вместо 47 указано 29). В описании 47 обилие кровохлебки лишь sp., т. е. столько же, сколько алтайской астры, которой нет в двух других описаниях. С другой стороны, при полном отсутствии костра в первых двух описаниях, здесь мы имеем его в обилии cop., т. е. очевидно, что это другая ассоциация — пырейник костровый.

Мы ограничились только этими примерами, за недостатком места, считая, что они достаточно ясно показали характер несуразностей, имеющих место в работе.

В заключение мы остановимся на обработке количественных данных. Номоконов приводит данные по урожайности (по ассоциациям и формациям), подсчитывает ботанический состав сена (в %) и, наконец, многие заключения строит на подсчетах постоянства видов. В основной своей массе этот материал недоброкачествен.

Урожайность для фитоценоза определяется по 1—2 укосам на метровых площадках (очень редко по 4 укосам). В большинстве случаев урожайность и ботанический состав для ассоциации дается по одному фитоценозу (1—2 укоса). Далее определяется среднее для группы ассоциаций и формации.

Известно, что в пределах одного фитоценоза, в разных частях его масса растений сильно колеблется, поэтому для определения веса большинства растений в фитоценозе с точностью хотя бы 15% необходимо брать больше десятка укосов. Если же характеризовать урожайность сена (особенно по видам) в ассоциации, то требуется значительно больше укосов, поскольку масса травостоя сильно изменяется в зависимости от сообщества, времени сезона и года.

Значительное колебание урожайности (даже при ограниченном материале) обнаруживается и по данным самого автора, и удивительно, как он этого не заметил. В трех фитоценозах (всего 4 укоса) костровника хвощевого получен урожай, в пересчете на 1 га: 17.90, 38.96, 26.18 ц (табл. 4), в двух фитоценозах пырейника хвощевого — 33.36, 167.18 ц (табл. 5), в трех фитоценозах щавельника луговосяницевого — 12.89, 14.00, 30.20 ц (табл. 11). Но это означает, что при 95%-м доверительном уровне урожайность этих ассоциаций может оказаться в пределах 15—40 ц, 18—42 ц, 8—30 ц, а относительная ошибка определяемого среднего урожая составляет соответственно 22, 35 и 29%. Урожай в этих ассоциациях бывает и очень низким, и очень высоким. Но при столь малом количестве укосов остается неизвестным, какой можно ожидать урожай в большей части фитоценозов этих ассоциаций. В большинстве же случаев, как мы уже говорили, для ассоциации имеется лишь одно описание. По этим данным строятся заключения о хозяйственной урожайности ассоциаций и формаций. При этом для получения хозяйственной урожайности, из так называемой теоретической урожайности сбрасывается от 15 до 30%, но почему в одних случаях делается бо́льшая скидка, а в других — меньшая, остается совершенно неясным. Автор подсчитывает «теоретическую» и хозяйственную урожайность в расчете на 1 га с «точностью» до 1 кг, а ботанический состав до 0.01%. Если учесть колебания урожайности, произвольное определение степени скидки, неизбежные потери при скашивании и т. п., то подобные арифметические упражнения окажутся бессмысленными.

В большинстве формаций постоянство видов определяется менее чем по 10 описаниям, а в шести формациях даже по 3 описаниям. По постоянству, в частности, автор судит о роли вида в формации.

При малом числе описаний такой прием вряд ли является допустимым. Например, в 10 описаниях одной формации постоянство вида А — 60%, вида Б — 20%. Можем ли мы гарантировать, что вообще в этой формации второй вид встречается реже первого? Не можем. Допустимо только заключить, что в 95 случаях из 100 (при следующих описаниях формации) постоянство первого вида окажется в пределах от 26 до 88%, второго от 3 до 56%, а в 5 случаях может быть за этими пределами.

Завершает рецензируемую работу глава «Пути улучшения и правильного использования пойменных лугов Енисея», состоящая из обычных самых общих рекомендаций, которые к тому же из-за отсутствия хозяйственной типологии вряд ли могут быть восприняты практическими работниками.

Таким образом, у читающего работу Л. И. Номоконова может создаться искаженное представление о лугах описываемой поймы. В частности, это объясняется тем, что при характеристике ассоциаций по одному описанию нет гарантии, учитывая сезонную и разногодичную изменчивость травостоя, что автор не отнес в ряде случаев к разным ассоциациям одинаковые фитоценозы. С другой стороны, поскольку при выделении единиц растительного покрова (формации, ассоциации) по существу не учитываются содоминантные злаки и осоки, эти единицы нередко оказываются экологически неоднородными и представляют собой конгломерат различных единиц. Ввиду малого количества данных нельзя доверять и сведениям об урожайности, ботаническом составе и постоянстве видов.

В. С. Ипатов и *Б. М. Миркин.*

Ленинградский государственный университет.

(Получено 5 II 1962).

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 9

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ВЕРА АЛЕКСЕЕВНА ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ

(к 60-летию со дня рождения)

С 1 портретом

22 мая 1962 г. исполнилось 60 лет Вере Алексеевне Поддубной-Арнольди — одному из крупных советских эмбриологов растений. Эта дата совпадает с 35-летием ее научной и общественной деятельности — деятельности разносторонней, неутомимой и плодотворной.

В. А. родилась в 1902 г. в семье юриста. Детство и часть юности она провела в Харькове, а затем переселилась в Москву, где в 1925 г. окончила Биологический факультет Московского государственного университета. Оставленная в аспирантуре, она специализировалась по цитологии и эмбриологии растений под руководством выдающегося советского ученого К. И. Мейера.



Свою самостоятельную научную деятельность В. А. начала в Институте каучуконосов, где, будучи еще молодым, начинающим специалистом, организовала Лабораторию цитологии и эмбриологии, которой и заведовала в течение пяти лет.

В связи с переходом мужа, известного энтомолога К. В. Арнольди, на работу в Зоологический институт АН СССР В. А. переехала в 1934 г. в Ленинград, где в течение пяти лет работала в качестве старшего научного сотрудника в Лаборатории цитологии Всесоюзного института растениеводства (ВИР), одновременно читая курс общей ботаники и эмбриологии высших растений аспирантам ВИР'а.

В 1936 г. Вере Алексеевне без защиты диссертации была присвоена ученая степень кандидата биологических наук.

По возвращении в 1939 г. в Москву В. А. в течение двух лет работала в Институте генетики АН СССР, занимаясь цитологией и эмбриологией гибридов и полиплоидов.

Во время Великой Отечественной войны, находясь в эвакуации в Узбекской ССР, В. А. вместе с мужем участвовала в экспедиции по борьбе с вредной черепашкой. В 1942 г. она поступила на работу в сектор ботаники Узбекского филиала АН СССР в Ташкенте, где занималась внедрением в сельское хозяйство Узбекистана культуры сахарной свеклы.

В 1943 г., возвратясь в Москву, В. А. стала сотрудником Института зернового хозяйства нечерноземной полосы, где ею была создана лаборатория цитологии и эмбриологии.

В 1945 г. она блестяще защитила докторскую диссертацию на тему «Эмбриология покрытосеменных растений и ее значение для систематики, селекции и генетики», за которую ей в 1946 г. была присуждена Президиумом АН СССР премия им. В. Л. Комарова.

С декабря 1950 г. и по настоящее время В. А. работает в Главном ботаническом саду АН СССР, сначала в Лаборатории морфологии и анатомии, а затем в Лаборатории физиологии развития растений.

Научная деятельность В. А. Поддубной-Арнольди развивалась в нескольких направлениях. Однако уже на заре ее научной биографии выкристаллизовалось то стержневое, ведущее направление, вокруг которого группировались и в дальнейшем исследовательские работы Веры Алексеевны: ею был поставлен и на протяжении многих лет успешно разрабатывался вопрос о значении эмбриологических признаков для систематики и филогении растительного мира, а также для селекции и генетики. Не замыкаясь в узких рамках специальных исследований, В. А. пришла в своих работах к ряду широких теоретических обобщений, одновременно увязывая свою исследовательскую деятельность с запросами селекционной практики.

Занимаясь изучением биологии цветения и размножения произрастающих в Советском Союзе каучуконосов, В. А. получила ценные данные о характере размножения этих растений, вошедшие в ряд сводок и учебников.

Многочисленные исследования В. А. по межвидовым гибридам и полиплоидам в родах *Taraxacum*, *Nicotiana* и *Triticum* были одними из первых в этой области и дали ответ на трудный вопрос о причинах нескрещиваемости и стерильности многих из этих форм.

Одним из важнейших направлений научной деятельности В. А. являются ее работы по биологии цветения и размножения пшенично-пырейных гибридов, в частности многолетней пшеницы. В этой области ею получены данные, представляющие значительный интерес с генетико-селекционной точки зрения.

В. А. много занималась также проблемой апомиксиса. Ею детально исследован нередуцированный партеногенез у видов *Chondrilla* и *Taraxacum* и составлена сводка по апомиксису. Эти работы представляют значительную ценность как с теоретической, так и с практической точек зрения, ибо, с одной стороны, они примыкают к проблеме видообразования и эволюции, а с другой — к вопросу закрепления новых форм у культурных растений. В настоящее время В. А. вернулась к исследованию проблемы апомиксиса, но уже с новой точки зрения — именно со стороны физиологических особенностей генеративных органов апомиктов, изучаемых ею с помощью гистохимической методики.

По инициативе и под руководством Веры Алексеевны в Главном ботаническом саду АН СССР ведется работа по выращиванию орхидей из семян на искусственной питательной среде. Освоенный ею метод культуры орхидей дает возможность вести селекционные работы с этими ценнейшими декоративными растениями и снабжать сеянцами орхидей другие ботанические сады Советского Союза. Вместе с тем этот метод открывает новые возможности в области изучения физиологии эмбриогенеза.

На протяжении всей своей научной деятельности В. А. всегда уделяла и продолжает уделять много внимания методическим вопросам. Ею разработаны простые и быстрые методы тотального исследования пыльцы и ее прорастания как на рыльцах, так и на искусственных питательных средах, а также другие методы исследования эмбриологических объектов на живом материале с использованием гистохимической методики, освоено применение к эмбриологическим исследованиям чистых культур и т. д.

Педагогическая деятельность В. А., помимо курсов эмбриологии покрытосеменных и общей ботаники, которые она читала в ВИР'е, в Институте генетики АН СССР, а также в Московском университете, нашла свое выражение в подготовке многочисленных аспирантов. Ее ученики и ученики ее учеников работают в целом ряде ботанических учреждений Советского Союза, поддерживая научную связь с Верой Алексеевной.

Ею написаны главы по эмбриологии, входящие в состав учебников анатомии растений В. Г. Александрова.

К ней постоянно обращаются за консультациями не только цито-эмбриологи, но и ботаники других направлений.

Имя В. А. Поддубной-Арнольди широко известно не только в Советском Союзе, но и за рубежом. Ею опубликовано свыше 90 работ. В настоящее время Верой Алексеевной подготовлена к печати обширная сводка «Общая эмбриология покрытосеменных растений», в которой подытожены последние данные в области эмбриологии, особенно отечественной, и освещены новые методы и направления в развитии этой науки.

Некоторые из работ В. А. опубликованы за границей. Она поддерживает и личные научные связи с рядом зарубежных ученых. В 1959 г. ею был сделан доклад на Международном ботаническом конгрессе в Канаде. Активное участие Веры Алексеевны в научном туризме привело к появлению в печати ряда ее работ, посвященных цветоводству Индии, Канады и Голландии.

Где бы ни работала В. А., какими бы научными проблемами она ни занималась, она всегда уделяла и уделяет большое внимание общественной жизни, энергично, с любовью выполняя поручаемые ей ответственные задания. В настоящее время она является членом ревизионной комиссии Московского отделения Всесоюзного ботанического общества, председателем научной комиссии Советско-Индийского общества культурных связей и членом Исполкома этого общества.

Обладая широкой эрудицией не только в области эмбриологии и цитологии растений, но и в области морфологии и систематики, а также генетики и селекции, В. А. является вместе с тем неутомимым исследователем-экспериментатором, чутко отзывающимся на новые научные достижения и стремящимся к внедрению в эмбриологию растений новейших методов исследования.

Не только свои обширные знания, но и свою любовь к науке, свой горячий интерес к исследованию живой природы В. А. умеет привить своим многочисленным ученикам и последователям.

Чрезвычайно ценной чертой В. А. как научного работника являются ее выдающиеся организационные способности. Она проявила их уже в юные годы, организовав Лабораторию цитологии и эмбриологии в Институте каучуконосов. Позже ею была создана аналогичная лаборатория в Институте нечерноземной полосы — одна из лучших лабораторий этого направления. В настоящее время В. А. возглавляет группу эмбриологов Главного ботанического сада АН СССР, успешно руководя работой дружно сплоченного коллектива сотрудников.

Вера Алексеевна — прекрасный товарищ, удивительно энергичный, жизнерадостный человек, заражающий всех окружающих своим всегда бодрым настроением и радостью труда.

Большая и плодотворная работа проделана Верой Алексеевной за 35 лет ее научной деятельности. Пожелаем же ей много сил и здоровья для продолжения ее большого, полезного труда в области советской эмбриологии растений.

Н. В. Цингер.

Главный ботанический сад Академии наук СССР, Москва.

(Получено 21 III 1962).

— —

ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ГЕНКЕЛЯ

(к 20-летию со дня смерти)

Есть люди, образ которых не меркнет с годами, настолько ярким он был при их жизни. Уже двадцать лет прошло со дня гибели Алексея Александровича Генкеля на передовых позициях Отечественной войны, но и сейчас в нашей памяти встает как живой этот необыкновенно талантливый и светлый человек с большой и открытой душой. Его жизнь, оборвавшаяся так рано, всего лишь в возрасте 34 лет, была насыщена до предела. С юных лет он интенсивно вел научные исследования, много сил отдавал преподаванию в высшей школе, увлекался театром, писал стихи, был полон творческих исканий, замыслов и порывов.



А. А. Генкель родился 22 II 1908 (по старому стилю) в Петербурге, в семье профессора-ботаника А. Г. Генкеля.

В дальнейшем вся жизнь и работа Алексея Александровича были связаны с Пермским университетом. Еще будучи студентом, он участвовал в 1925—1926 гг., вместе с отцом, в Карской полярной экспедиции на ледоколах «Седов» и «Малыгин». Начиная с 1927 г. он занялся изучением болот, сначала под руководством П. Н. Красовского, а затем самостоятельно. Изучению болот А. А. остался верен до конца жизни. Он исследовал болота и торфяники Западно-Сибирской низменности, Южного Урала, Белоруссии и Прикамья. Лебединой песней его была работа, посвященная торфяникам карстовых воронок Кунгурской лесостепи, опубликованная посмертно в 1957 г. Незадолго до войны А. А. задумал составление сводки по болотам Урала. Эта монография, которую он предполагал представить в качестве докторской диссертации, осталась, к сожалению, незавершенной.

В своих болотоведческих исследованиях А. А. большое внимание уделял генезису болот и истории лесной растительности Урала и Предуралья по данным пыльцевого анализа торфяных отложений.

У А. А. были широкие ботанико-географические интересы. Он совершил ботанические экспедиции в Среднюю Азию (Каракумы), в Зайсанскую котловину и Западно-Сибирскую лесостепь, а также руководил студенческими географическими экскурсиями в Крым и на Кавказ. Некоторые из этих поездок были предприняты им специально с образовательной целью, для ознакомления с природой и растительностью различных зон.

Широта научных интересов, склонность к обобщениям, смелая научная догадка, увлеченность ботаникой, достигавшая нередко большого эмоционального звучания, характеризуют Алексея Александровича как ученого-романтика в лучшем значении этого слова.

Помимо научной работы, Алексею Александровичу приходилось много времени и сил уделять преподаванию в Пермском университете. Будучи доцентом кафедры морфологии и систематики растений, А. А. читал на Биологическом факультете ботаническую географию СССР, курсы низших растений, фитопатологии и болотоведения. Большая педагогическая нагрузка мешала, конечно, научной работе. Тем не менее он с большим увлечением и блеском читал лекции, отличавшиеся простотой и ясностью изложения, образностью языка, глубиной содержания и тем огоньком, творческой взволнованностью натуралиста, которую так любят, понимают и ценят студенты. В своих лекциях, особенно по ботанической географии и болотоведению, А. А. широко использовал личные впечатления, наблюдения и факты, почерпнутые им во время многочисленных экспедиций и поездок по родной стране.

А. А. был любимцем студентов и, без сомнения, лучшим в те годы лектором на Биологическом факультете Пермского университета. Особенно любил Алексей Александрович летнюю ботаническую практику. Он устраивал многодневные экскурсии-походы с ночевками в лесу у костра. На этих экскурсиях он знакомил студентов не только с флорой и растительностью Прикамья, но и с геологией, геоморфологией, в частности со строением долины р. Камы. Он следовал в этом отношении примеру одного из своих учителей — проф. В. Н. Беклемишева.

Бывшие студенты и ученики с большой любовью и благодарностью до сих пор вспоминают своего Алексея Александровича.

А. А. Генкель был глубоко художественной натурой, большим любителем и тонким ценителем литературы и театра. Своим истинным призванием он считал театр и нередко сожалел, что не избрал артистической деятельности. Будучи уже сложившимся ученым, он блистательно сдал приемные экзамены на режиссерское отделение Московского театрального института, заняв на них первое место. Однако любовь к ботанике оказалась, видимо, более сильной, но эта коллизия между наукой и театром осталась Алексей Александрович пытался найти некоторое удовлетворение в деятельности режиссера-любителя на университетской сцене. Многим памятны его постановки комедий Гольдони и Мольера («Слуга двух господ», «Лекарь поневоле»), инсценировка «Мартина Идена» по Джеку Лондону (сценарий был составлен им самим) и др.

Не чужд был Алексей Александрович и литературному творчеству. Он писал стихи, им была написана история естествознания в комическом плане в стихах. Среди них особое место занимают детские стихи, написанные им для маленькой дочери Ирины. Некоторые из них были напечатаны в изданной в Свердловске книжке «Морозко» (1940 г.).

А. А. был всегда окружен молодежью. У него было много друзей. Его ласково звали Алешей. Он привлекал к себе людей не только яркостью и разносторонностью своих дарований, но и замечательными душевными качествами. Алексей Александрович был человеком исключительного обаяния. Жизнерадостный, энергичный, очень подвижный, полный искрящегося веселья, мягкого юмора и большой сердечной теплоты — таким знали его все близкие и друзья. Это был благородный и самоотверженный человек, очень отзывчивый к чужому несчастью и нетерпимый к несправедливости.

Алексей Александрович погиб в расцвете лет и таланта. Он служит прекрасным примером того, как надо жить и умирать на боевом посту.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК НАУЧНЫХ РАБОТ А. А. ГЕНКЕЛЯ [1]

1940

О возрасте торфяных обнажений в аллювиях Камы. (Совместно с А. М. Лебедевой). Уч. зап. Пермск. унив., IV, 1 : 153—165.

1957

Торфяники воронок Кунгурского карста. Землеведение, IV : 81—98.

Карта растительности Пермской области. (Совместно с В. А. Крюгер и М. М. Даниловой). Не опубликована.

М. М. Данилова и *А. Н. Пономарев.*

(Получено 10 III 1962).

[1] Основной список научных работ А. А. Генкеля опубликован С. Ю. Липшиц в биографо-библиографическом словаре «Ботаники СССР», II, 1947 : 245—246.

ХРОНИКА

ОБСУЖДЕНИЕ КНИГИ «РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СТЕПЕЙ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА» В БОТАНИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ ИМЕНИ В. Л. КОМАРОВА АН СССР

Как известно, совершенствование нашей научной работы в значительной мере зависит от того, насколько мы сами сумеем критически ее оценить, здраво рассмотреть достоинства и требовательно, самокритично отметить недостатки. В связи с этим решено было провести серию заседаний Объединенного научного семинара геоботанических лабораторий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) по обсуждению вышедших из печати крупных геоботанических монографий.

Первое такое обсуждение состоялось 4 апреля 1962 г., его темой была выбрана незадолго перед тем вышедшая из печати монография коллектива авторов (И. В. Борисова, Т. И. Исаченко, А. В. Калинина, З. В. Карамышева, Е. И. Рачковская) под редакцией Е. М. Лавренко «Растительность степей Северного Казахстана» (Тр. БИН'а, сер. III, Геоботаника, вып. 13, 1961). В заседании приняли участие более 60 человек из Ботанического института АН СССР, Ленинградского университета, Лаборатории аэрометодов Министерства геологии и охраны недр, Лаборатории лесоведения Госплана СССР.

С критическим разбором книги в целом или ее отдельных частей выступили И. Х. Блюменталь, Ф. Я. Левина, А. А. Юнатов, А. П. Шенников, Л. Е. Родин, Б. М. Миркин, В. М. Свешникова, Б. В. Виноградов. Пояснения давали авторы книги И. В. Борисова, Т. И. Исаченко, Е. И. Рачковская и редактор Е. М. Лавренко.

Детальному критическому рассмотрению научных и практических достоинств и недостатков этой, без сомнения, очень ценной монографии будет посвящена специальная рецензия. В этой заметке мы остановимся лишь на тех затронутых в книге вопросах, которые привлекали наибольшее внимание при обсуждении и вызвали дискуссию.

Среди них группа вопросов, связанных с проблемой классификации, занимала центральное положение. Почти все они вытекали из разбора самой крупной статьи этой книги «Основные зональные типы степей Северного Казахстана» Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковской. Обсуждался вопрос, единые ли критерии должны быть положены в основу выделения таксономических единиц разных рангов одного типа растительности и в основу выделения одного ранга в разных типах растительности. Авторы, отвечая на высказывания по этому поводу Родина, Юнатова, Левиной и других, подчеркнули, что при выделении высших таксономических единиц (крупнее формации) в одном и том же типе растительности основываться на структурных особенностях сообществ уже нельзя, у высших таксономических единиц должны быть другие критерии выделения — флоро-генетические и ландшафтно-географические. Поэтому при классификации растительности обширных территорий без понятия фратрии растительных формаций не обойтись.

Л. Е. Родин считает, что и в основе выделения таксономических единиц одного ранга, например ассоциаций, в пределах разных типов растительности или других высших таксономических единиц (например, бореальные леса и тропические леса) могут лежать разные признаки.

В связи с проблемой классификации находится понятие климаксовой растительности. Родин высказал сомнение, являются ли климаксовыми описанные в монографии коренные плакорные формации степей, не являются ли они серийными вследствие многовекового воздействия на растительность Казахстана человека и животных. **Е. М. Лавренко** и **А. А. Юнатов** в своих выступлениях пояснили, что дикие животные относятся к числу естественных компонентов степей. Но даже и выпас человеком больших стад копытных животных, по их наблюдениям в Монголии и Казахстане, где до сих пор преобладает экстенсивное ведение животноводства, не нарушает естественного хода развития растительности этих территорий.

Юнатовым был поднят также вопрос о целесообразности прилагать к геоботаническим работам, включающим описание тех или иных таксономических единиц, особенно низших, таблицы конкретных описаний, и не следует ли вместо этого давать обобщенные списки. Однако в ходе обсуждения было признано, что при современном состоянии нашей науки это делать еще рано. Необходимо накапливать материал для характеристики ассоциаций и других таксономических единиц в разных географических условиях. В связи с этим некоторые выступавшие на обсуждении (Блюменталь) отмечали в качестве одной из положительных сторон книги «Растительность степей Северного Казахстана» ее хорошую документированность.

Вторая большая группа вопросов, обсуждавшихся на этом заседании, была связана со статьей Борисовой «Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана» и имеющимся в книге списком основных растений Северного Казахстана по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам. **Блюменталь, Шенников** и др. отмечали, что в классификации жизненных форм растений, опубликованной в этой книге, преобладает морфологический подход; что необходимо при этом учитывать и эколого-генетические моменты. Не отрицая важности последнего, автор классификации Борисова, а также Рачковская подчеркнули, что на данном этапе развития учения о жизненных формах нет еще достаточного материала по физиологии и анатомии растений, поэтому сейчас возможно создание лишь морфологической классификации. Родин обратил внимание участников обсуждения на важность морфологического изучения жизненных форм в связи с круговоротом веществ.

Опубликованный авторами монографии список растений по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам вызвал ряд замечаний относительно отдельных видов, но в целом приветствовался как ценный вклад в степеведение. Авторы взяли на себя трудную задачу отразить в нем не только состав эдификаторов и доминантов, но почти все степные растения Северного Казахстана. Этот список выносится на широкое обсуждение большого круга читателей. Без сомнения, будет еще немало конкретных замечаний и добавлений к нему, это позволит углубить и расширить список.

В выступлениях **Левиной** и **Виноградова** обращалось внимание на недостаточное отражение в книге характерной для степей комплексности растительного покрова. В обсуждаемой монографии основное внимание обращено на описание таксономических единиц растительного покрова. От этого, действительно, несколько пострадали пространственные единицы (комплексы и сочетания) и представление о сложности строения растительного покрова степей в целом. Авторы считают, что они пошли по правильному пути, так как пространственные единицы складываются из таксономических и без знания последних нельзя разобраться в закономерностях первых. Следующим этапом обработки материалов должна быть классификация комплексов и сочетаний.

Было также высказано пожелание, чтобы тем же коллективом авторов была написана научно-популярная книга о степях Северного Казахстана, этого важного в хозяйственном отношении района страны.

Проведенное обсуждение показало полезность и необходимость таких заседаний. Было решено и впредь обсуждать опубликованные работы разных авторов.

А. С. Карпенко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 IV 1962)

VOL. XLVII № 9

SEPTEMBER 1962

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Подписано к печати 24 VIII-1962 г. М-42219. Бумага 70×108 1/16. Бум. л. 5 1/4. Печ. л. 10 1/2=14.38 ус. печ. л. Уч.-изд. л. 16.46. Тираж 3065. Зак. 733.

1-я типография Изд. Акад. наук СССР, Ленинград, В-34, 9 линия, дом 12.

СОДЕРЖАНИЕ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
В МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ И
„АКАДЕМКНИГА"

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ:

Комаров В. Л. Избранные сочинения.

Том II. Введение к флорам Китая и Монголии. 1947. 378 стр. 80 коп. **Том III.** Флора Маньчжурии. Часть 1. 1949. 524 стр. 80 коп. **Том IV.** Флора Маньчжурии. Часть 2. 1950. 766 стр. 80 коп. **Том V.** Флора Маньчжурии. Часть 3. 1950. 814 стр. 80 коп. **Том VI.** Путешествие по Камчатке в 1908—1909 гг. 1950. 527 стр. 80 коп. **Том VII.** Флора полуострова Камчатки. Часть 1. 1951. 504 стр. 80 коп. **Том VIII.** Флора полуострова Камчатки. Часть 2. 1951. 526 стр. 80 коп. **Том IX.** Избранные сочинения. Работы по растительности Сибири и Дальнего Востока. 1953. 267 стр. 80 коп. **Том X.** Работы 1893—1898 гг. 1954. 480 стр. 80 коп. **Том XI.** Избранные сочинения. Экономические работы. Статьи по истории науки. 1948. 708 стр. 80 коп. **Том XII.** Происхождение культурных растений. 1958. 1086 стр. 80 коп.

Криштофович А. Н. Избранные труды. Том I. Теоретические работы. 1959. 510 стр. 3 р. 41 к.

Криштофович А. Н. История палеоботаники в СССР. 1956. 110 стр. 41 коп.

Криштофович А. Н. Меловая флора Сахалина. 1960. 123 стр. 1 р. 11 к.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый 8 Международным ботаническим конгрессом. 1959. 91 стр. 1 р. 26 к.

Некрасова В. Л. История изучения дикорастущих сырьевых растений в СССР. 1. 1958. 275 стр. 1 р. 53 к.

Попов В. В. Научные основы выращивания широколиственных насаждений в северной лесостепи. 1960. 318 стр. 2 р. 06 к.

Для получения книг почтой заказы направлять по адресу:

Москва, Центр, Б. Черкасский пер., 2/10
Магазин «Книга-почтой» конторы «Академкнига»
или в ближайший магазин «Академкнига».

Адреса магазинов „Академкнига"

Москва, ул. Горького, 6 (магазин № 1); **Москва**, 1-й Академический проезд 55/5(магазин № 2); **Ленинград**, Литейный проспект, 57; **Свердловск**, ул. Белинского, 71-в; **Киев**, ул. Ленина, 42; **Харьков**, Горяиновский пер., 4/6; **Алма-Ата**, ул. Фурманова, 129; **Ташкент**, ул. К. Маркса, 29; **Баку**, ул. Джапаридзе, 13.